RECHERCHES SUR LE CYCLE SEXUEL ET L'EMISSION DES GAMETES CHEZ LES MYTILIDES ET LES PECTINIDES

(Mollusques bivalves)

par Pierre LUBET

Agrégé de l'Université
Docteur ès Sciences

rav. Inst. Pêches marit., **23** (4), 1959.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/revue-travaux-institut-peches-maritimes_1959-12_23_4

RECHERCHES SUR LE CYCLE SEXUEL ET L'EMISSION DES GAMETES CHEZ LES MYTILIDES ET LES PECTINIDES

(Mollusques bivalves)

par Pierre LUBET

SOMMAIRE

Pages

NT-PROPOS 395

ODUCTION 396

PREMIERE PARTIE

RECHERCHES EFFECTUEES CHEZ LES MYTILIDES : *MYTILUS EDULIS* LINNE ET *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARCK

CHAPITRE I

ETUDE PRELIMINAIRE DES BIOTOPES PROSPECTÉS ET DES POPULATIONS DE *MYTILUS EDULIS* L. ET DE *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LMK.

ES STATIONS PROSPECTEES 397

A. Moulières artificielles de la baie de l'Aiguillon 398

B. Moulières du bassin d'Arcachon 398

C. Moulières de Capbreton 400

D. Moulières de la barre de l'Adour 400

E. Moulières des rochers de la côte basque 400

F. Moulières du port de la douane (Bidassoa) 400

LES POPULATIONS ETUDIEES. PROBLEME DE L'ISOLEMENT SPECIFIQUE DE *M. EDULIS* L. ET DE *M. GALLOPROVINCIALIS* LMK. 401

A. Morphologie comparée de *M. edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk. 401

Pages

B. **Répartition et variabilité de *M. edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk. dans les biotopes prospectés** 403

C. **Croissance comparée de *M. edulis* L. et de *M. galloprovincialis* Lmk.** 405

D. **Conclusions et hypothèses** 409

CHAPITRE II

LES GONADES, LA GAMETOGENESE ET LA SEQUENCE DES PHENOMENES SEXUELS

I. - **LE PROBLEME DU GONOCHORISME CHEZ *M. EDULIS* L. ET CHEZ *M. GALLOPROVINCIALIS* LMK** 410

A. **Etude de la sex-ratio** 411

B. **Cycle sexuel d'animaux témoins** 411

II. - **MORPHOLOGIE ET HISTOPHYSIOLOGIE DES GONADES AU COURS D'UN CYCLE SEXUEL** 412

***A.* Rappel de la morphologie du tractus génital et histogenèse des gonades** 412

a) Morphologie du tractus génital 412

b) Histogenèse des gonades 413

***B.* Histophysiologie des phénomènes de gamétogenèse chez *M. edulis* L.** 416

a) Stade 0 : Période de repos sexuel 417

b) Stade I : multiplication des gonies 418

c) Stade II : oogenèse et spermatogenèse 420

d) Stade III : période de reproduction 428

Stade III A1 429

Stade III A2 429

Stade III B 430

Stade III C 430

Stade III D 432

***C.* Animaux hermaphrodites** 434

III. - **SEQUENCES COMPAREES DES PHENOMENES SEXUELS DANS LES DIFFERENTS BIOTOPES** 435

***A.* Cycles sexuels de *M. edulis* L.**

a) Stade 0 436

b) Stades I et II 436

c) Stade III 437

d) Premier cycle sexuel 437

***B.* Cycle sexuel de *M. galloprovincialis* Lmk.** 438

CONCLUSIONS DU CHAPITRE II 440

CHAPITRE III

INCIDENCES EXTERNES ET FACTEURS INTERNES AYANT UNE ACTION SUR LE DEROULEMENT DES PHENOMENES SEXUELS

Pages

HENOMENES INTERNES SYNCHRONES DES PRINCIPALES ETAPES DE LA GAMETOGENESE 441

. **Evolution de la composition chimique de *M. edulis*** 441

a) Techniques 442

b) Résultats 442

1° *Poids vif et teneur en eau* 442

2° *Teneur en lipides* 442

3° *Teneur en glycogène* 444

4° *Teneur en protides* 444

. **Cycles sécrétoires** 446

Etude de la neurosécrétion chez *M. edulis* 446

1° *Localisation des cellules neurosécrétrices* 446

2° *Cytologie des cellules neurosécrétrices* 448

3° *Cycle sécrétoire (ganglions cérébroïdes)* 448

4° *Cycle sécrétoire (ganglions viscéraux)* 450

Essai d'analyse expérimentale des effets produits par l'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes ou viscéraux 451

a) Techniques 451

b) Résultats obtenus 454

1° *Ablation des ganglions cérébroïdes* 454

2° *Ablation des ganglions viscéraux* 458

NCIDENCES EXTERNES AYANT UNE INFLUENCE PROBABLE SUR LE DEROULEMENT DES PHENOMENES SEXUELS 459

Constatations d'ordre écologique 459

a) Variations de la salinité 459

b) Variations saisonnières de la température 460

c) Variations saisonnières dans la composition du phytoplancton 461

Recherches expérimentales 463

a) Influence d'une élévation de température 463

b) Influence de la nutrition 464

USIONS DU CHAPITRE III 465

CHAPITRE IV

RECHERCHES SUR L'EMISSION DES GAMETES CHEZ *MYTILUS EDULIS* L.

QUENCES ET MODALITES NORMALES DE L'EMISSION DES GAMETES 467

Stations prospectées. Méthodes d'investigation 467

Pages

a) Les stations 467
b) Les méthodes : définition des « stades macroscopiques » 468

***B.* Résultats statistiques** 469
a) Durée de la période de maturité sexuelle 469
b) Dates des émissions et périodicité des phénomènes sexuels 471
Résultats 471
Discussion 472

***C.* Constatations écologiques** 473
a) Influence de la zonation 473
b) Influence de la température 473
c) Influence de la salinité 475

***D.* Modalités normales de l'émission des gamètes** 475

II. - ETUDE EXPERIMENTALE DE L'ACTION DE QUELQUES STIMULI EXTERNES SUR L'EMISSION DES GAMETES 476

***A.* Stimuli « mécaniques »** 476
a) Technique des expériences 476
b) Résultats 476

***B.* Stimuli « thermiques »** 478
a) Technique expérimentale et matériel utilisé 478
b) Résultats 478

***C.* Stimuli « chimiques »** 479
a) Influence de la salinité 479
b) Interréactions entre individus de sexe opposé par l'intermédiaire de substances émises par les gamètes 480
1° *Action du sperme sur les femelles* 480
2° *Action des œufs sur les mâles* 484
3° *Action du sperme sur les mâles* 485

***D.* Conclusions** 485

III. - FACTEURS INTERNES AGISSANT SUR CES EMISSIONS (ACTION DES GANGLIONS NERVEUX) 486

***A.* Ablation des ganglions cérébroïdes** 486
a) Modalités des expériences 486
b) Résultats des expériences 487
1° *Action sur la séquence et les modalités des émissions* 488
2° *Action sur la séquence et les modalités des phénomènes de gamétogenèse* 490
c) Conclusions 491

***B.* Ablation des ganglions viscéraux** 491

***C.* Discussion des résultats des ablations** 493

CONCLUSIONS DU CHAPITRE IV 494

Pages

DEUXIEME PARTIE

RECHERCHES EFFECTUEES SUR *CHLAMYS VARIA* LINNE ET QUELQUES AUTRES ESPECES DE PECTINIDES

RODUCTION 497

CHAPITRE I

LES PHENOMENES SEXUELS CHEZ LES PECTINIDES ANALYSE DU CAS DE *CHLAMYS VARIA* L.

SEQUENCES DES PHENOMENES SEXUELS CHEZ QUELQUES PECTINIDES 499
A. **Gonochorisme** 499
B. **Hermaphrodisme successif** 499
C. **Hermaphrodisme simultané** 500
a) *Pecten circularis-aequisulcatus* CARPENTIER 500
b) *Pecten latiauritus-monotimerus* CONRAD 500
c) *Pecten maximus* LINNE 500
RECHERCHES PERSONNELLES 500
***A. Chlamys varia* Linne** 500
a) Etude de la sex-ratio 501
b) Résultats des élevages et des expériences de marquage 503
c) Essais d'analyse expérimentale du déterminisme des changements de sexe .. 504
d) Discussion des résultats et conclusions 505
B. Autres Pectinidés 506
a) *Chlamys distorta* DA COSTA 506
b) *Aequipecten opercularis* LINNE *et Pecten maximus* LINNE 507
CLUSIONS DU CHAPITRE I 507

CHAPITRE II

LES GONADES ET LA GAMETOGENESE. SEQUENCES ET MODALITES DU CYCLE SEXUEL CHEZ *CHLAMYS VARIA* L. ET *PECTEN MAXIMUS* L.

MORPHOLOGIE DU TRACTUS GENITAL. HISTOGENESE DES GONADES 509
A. **Morphologie du tractus génital** 509
B. **Histogenèse des gonades** 510

Pages

II. - SEQUENCES ET MODALITES DU CYCLE SEXUEL CHEZ *C. VARIA* L. 510

***A.* Modalités des phénomènes de gamétogenèse** 510

a) Stade 0 : stade de repos sexuel 511

b) Stade I : organisation des follicules, multiplication des gonies 512

c) Stade II : phénomènes de gamétogenèse 512

d) Stade III : période de reproduction 512

***B.* Séquence des phénomènes sexuels.** 515

a) Station du bassin d'Arcachon 516

b) Stations de La Rochelle-Oléron 516

***C.* Les émissions de gamètes** 516

a) Périodicité des émissions 516

b) Facteurs externes pouvant déclencher des émissions 518

III. - SEQUENCES DU CYCLE SEXUEL CHEZ *P. MAXIMUS* L. 518

CONCLUSIONS DU CHAPITRE II 519

BILAN DES PRINCIPAUX FAITS ACQUIS 520

CONCLUSIONS GENERALES

ANNEXE (TABLEAUX I A XXIII) 523

BIBLIOGRAPHIE 543

TABLE DES FIGURES 547

AVANT-PROPOS

Ce travail a été presque entièrement effectué dans les laboratoires de l'Institut de Biologie marine de l'Université de Bordeaux, à Arcachon.

Que mon maître, M. le Professeur R. WEILL, *Directeur de la Station biologique d'Arcachon, veuille bien me permettre de lui adresser ici le témoignage de mon affectueuse gratitude et de mon sincère attachement. Il a bien voulu entourer les débuts de ma carrière universitaire de sa bienveillante sollicitude. Je lui dois, en grande partie, ma formation de biologiste. Pendant la durée de ces recherches, il n'a cessé de me prodiguer de judicieux conseils et de précieux encouragements, mettant également à ma disposition des moyens matériels de premier ordre.*

J'apprécie vivement l'honneur que m'a fait M. le Professeur M. PRENANT, *qui a bien voulu s'intéresser à mon travail et me faire part de ses critiques et de ses suggestions. J'ai été, à plusieurs reprises, l'hôte du Laboratoire d'Anatomie comparée où j'ai pu me familiariser avec la pratique des techniques histologiques et cytologiques. M. le Professeur* M. PRENANT *a bien voulu accepter de juger ce travail et de présider le Jury de cette thèse. Qu'il me soit permis de lui exprimer ma très respectueuse gratitude et mon profond dévouement.*

M. le Professeur P. DRACH *m'a fait souvent bénéficier, avec une amabilité sans réserve, de sa très grande expérience des problèmes de biologie marine. Il n'a pas hésité à me faire profiter de contacts qui pouvaient m'être précieux. Il a bien voulu accepter de juger ce travail. Je tiens à lui adresser l'expression de ma très vive gratitude.*

M. le D^r J. FURNESTIN, *Directeur de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes, n'a cessé de me prodiguer ses encouragements bienveillants. Il a accepté de publier ce travail dans la* Revue des Travaux de l'Institut des Pêches. *Je me permets de lui témoigner l'assurance de mon profond respect et de ma vive gratitude.*

J'adresse également mes très sincères remerciements à M. le Professeur J. STOLKOWSKI, *qui a bien voulu me faire l'honneur de juger ce travail.*

J'ai été, à plusieurs reprises, l'hôte de la Station biologique de Roscoff et du Laboratoire de Zoologie de la Sorbonne. Je ne saurais oublier la bienveillance de l'accueil de M. le Professeur G. TEISSIER. *Qu'il me soit permis de lui adresser mes remerciements très respectueux.*

MM. les Professeurs M. LAFON *et* M. DE LAREMBERGUE *m'ont fait bien souvent bénéficier de leurs conseils judicieux et n'ont cessé de me prodiguer leurs encouragements. Je tiens à leur exprimer ma très respectueuse reconnaissance.*

Enfin, je dois une grande partie de ma formation de zoologiste à mes maîtres de Bordeaux, MM. les Professeurs M. AVEL *et* J. J. BOUNHIOL. *Ils n'ont cessé de suivre les progrès de mes recherches et de me témoigner leur bienveillante sollicitude. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.*

Je voudrais témoigner ma bien vive reconnaissance à ceux de mes collègues qui n'ont pas ménagé leur peine pour me faire bénéficier de techniques pouvant m'être utiles : M^lles DUTRIEU, FAURE, MM. BERGERARD, LAVALLARD, PARRIAUD *et* EUZET.

Je dois beaucoup à mes collaborateurs de l'Institut de Biologie marine d'Arcachon. M. REAL, *aide-technique, m'a aidé avec beaucoup de dévouement;* MM. DEYZI *et* CORRALES *ont eu la tâche ingrate de recueillir le matériel, en toutes saisons. Qu'ils me permettent de leur redire mon amicale et profonde reconnaissance.*

INTRODUCTION

Nos connaissances sur les modalités de la ponte ou de l'éjaculation chez les Mollusques bivalves reposent presque uniquement sur les recherches effectuées sur *Gryphaea* (*Crassostrea*) *virginica* par GALTSOFF (1938-1941) et par T. C. NELSON (1940-1948). L'émission des gamètes peut être provoquée par une brusque augmentation de la température (GALTSOFF). Elle peut être également déclenchée par des substances émises par les gamètes qui excitent électivement les animaux mûrs de sexe opposé (« hormone de GALTSOFF »).

Les résultats obtenus, sur d'autres espèces de bivalves, sont loin de former un ensemble aussi cohérent. Les résultats sont toujours très fragmentaires et les quelques expériences réalisées aboutissent parfois à des effets qui semblent être contradictoires.

Pour essayer de combler cette lacune, j'ai entrepris l'étude expérimentale de l'émission des gamètes chez quelques espèces communes de bivalves (*Mytilus edulis* et *Chlamys varia*). Ces recherches m'ont obligé à élargir considérablement le cadre que je m'étais primitivement tracé. En effet, les expériences de stimulation aboutissent souvent à des échecs qui pourraient paraître inexplicables si l'on ne pratiquait simultanément une étude histologique approfondie des gonades. Les différents auteurs se contentaient d'appliquer des stimuli sur des animaux qu'ils qualifiaient arbitrairement de mûrs en se référant à des critères macroscopiques manquant de précision. Il devient très difficile de comparer les différents résultats des expériences de stimulation si l'on n'a pas défini, de façon très précise, les stades cytologiques et physiologiques auxquels les expériences ont été effectuées. J'ai donc essayé de mettre en évidence les principales étapes de l'évolution des gonades, ce qui m'a permis de connaître la séquence et les modalités des phénomènes sexuels au cours d'un cycle annuel. Des différences de comportement sont apparues en étudiant des populations appartenant à des biotopes soumis à des conditions écologiques assez différentes (zones océaniques, zones d'estuaires). La comparaison des résultats suggère l'intervention de facteurs externes. Des expériences ont été alors réalisées afin de préciser l'action de certains facteurs (température, salinité, nutrition) sur la séquence des phénomènes sexuels et sur les animaux mûrs. Il est évident que les émissions sont également sous la dépendance de nombreux facteurs internes. Un essai d'analyse expérimentale a été tenté et a permis de mettre en évidence une action des ganglions cérébroïdes sur le déroulement du cycle sexuel.

Le plan qui sera suivi dans ce mémoire découle de ces quelques considérations. On étudiera tout d'abord les modalités des phénomènes de gamétogenèse et la séquence des différentes étapes du cycle sexuel. On examinera ensuite l'action de certains facteurs externes ou internes sur les phénomènes sexuels. Enfin, après une étude des séquences et des modalités normales des émissions de gamètes, les résultats expérimentaux de l'action de certains stimuli sur les animaux mûrs seront exposés et discutés.

Ces investigations avaient été primitivement entreprises sur *Chlamys varia* L. Malheureusement, alors que ces recherches étaient en cours, ce matériel a presque complètement disparu du Bassin d'Arcachon. Des essais d'acclimatation, au laboratoire, de matériel importé de La Rochelle, se sont révélés décevants. J'ai donc entrepris une étude similaire pour *Mytilus edulis* L. qui pullule dans la baie d'Arcachon et qui offre de grandes possibilités expérimentales. Ce travail sera donc divisé en deux parties d'inégale importance. La première a trait aux recherches effectuées sur *Mytilus edulis* L. et *Mytilus galloprovincialis* LMK. ; la seconde renferme les résultats acquis sur *Chlamys varia* L. Il m'a paru utile de conserver ces résultats dans ce travail, afin de pouvoir tenter des comparaisons entre différentes espèces.

PREMIERE PARTIE

RECHERCHES EFFECTUÉES CHEZ LES MYTILIDÉS :

YTILUS EDULIS Linné et *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* Lamarck

CHAPITRE I

DE PRÉLIMINAIRE DES BIOTOPES PROSPECTÉS ET DES POPULATIONS DE *MYTILUS EDULIS* L. ET DE *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LMK.

es recherches qui font l'objet du chapitre suivant montrent des variations importantes dans esse et la durée du cycle sexuel. Nous verrons, d'une part, que pour une même « espèce », ée du cycle sexuel semble être fonction de l'habitat et que, d'autre part, dans un même biotope, y avoir des différences entre le comportement de *Mytilus edulis* et celui de *M. galloprovin-* Ces dissemblances posent deux problèmes principaux :

La comparaison des cycles biologiques de différentes populations d'une même espèce, dans ire de répartition, implique la connaissance précise des variations des principaux facteurs ues régnant dans les stations étudiées. Les variations de ces incidences externes, entre les biotopes, peuvent alors expliquer certaines différences dans la vitesse et la durée des phéno- sexuels.

Les comportements dissemblables de *M. edulis* et de *M. galloprovincialis,* dans certaines s où ces deux populations coexistent, posent le problème de l'isolement spécifique de ces « formes ».

étudierai donc, dans ce chapitre, les principaux biotopes prospectés et j'essayerai de pré- pour certains d'entre eux, la nature et les variations saisonnières des principaux facteurs es. Ces précisions d'ordre écologique permettront d'aborder la discussion de l'isolement que de *M. edulis* et *M. galloprovincialis.* En effet, la grande variabilité morphologique cons- dans les populations semble être sous la dépendance étroite de certains facteurs biotiques.

ES STATIONS PROSPECTEES.

n sait que la taille (longueur) des moules de l'horizon intercotidal ayant le même âge varie ction de leur zonation, les plus petites étant celles qui sont le plus longtemps émergées.

Pour pouvoir comparer des populations de même âge, il est donc fondamental de connaît très exactement leur zonation. Celle-ci *a été repérée par rapport au zéro des cartes marines française*

J'ai adopté la nomenclature bionomique proposée par PERES et PICARD (1955). En se référa aux définitions de ces auteurs, la limite supérieure de l'étage mésolittoral se situe environ, à Arc chon, à la cote + 4.25 (coef. 116) et sa limite inférieure à la cote + 1.05 (basses mers de moyenne mortes eaux).

Les biotopes se situent sur les côtes atlantiques du sud-ouest de la France entre les Charente (baie de l'Aiguillon) et les Basses-Pyrénées (baie d'Hendaye). Les populations respectives son soumises à des conditions écologiques très différentes, la zonation, la température ou la salinit variant souvent d'une façon considérable d'une moulière à l'autre.

A. - Moulières artificielles (bouchots) de la baie de l'Aiguillon.

Ces moulières, établies artificiellement sur des pieux, sont situées dans l'étage mésolittoral e dans l'horizon supérieur de l'étage infralittoral. Les moules sont soumises à des conditions d'estuair (grandes variations de salinité et de température, forte teneur des eaux en matières organiques).

B. - Moulières du bassin d'Arcachon.

Il s'agit toujours de moulières spontanées.

Les variations saisonnières de certains facteurs biotiques (température, salinité) sont exposée dans les tableaux I et II. L'emplacement des stations et des bouées est indiqué sur la figure 1.

a) Moulières benthiques.

Les moulières naturelles du bassin d'Arcachon sont établies soit sur des substrats artificiels (installations portuaires, pieux des jetées, digues ou épis, pieux verticaux protégeant les parcs à huîtres et appelés localement pignots) soit sur des substrats naturels (bancs de *Gryphaea angulata* sédiments assez durs des talus de certains chenaux).

Substrats artificiels : les limites des populations se situent depuis la cote + 2.40 jusque vers la cote — 1.10. La densité maximum de la population (plus de 100 animaux au dm^2) s'observe entre les cotes + 1.50 et + 1. Au-dessous, la densité diminue considérablement, alors que nous assis tons à un développement considérable d'espèces sessiles (Eponges, Hydraires, Bryozoaires et surtout Tuniciers). Il semble que la prolifération de ces espèces ait pour effet d'empêcher la colonisation de ces substrats par les jeunes moules en les « étouffant ». En effet, lorsque ces espèces sessiles disparaissent, la moulière peut descendre à des profondeurs beaucoup plus grandes (voir ci-après).

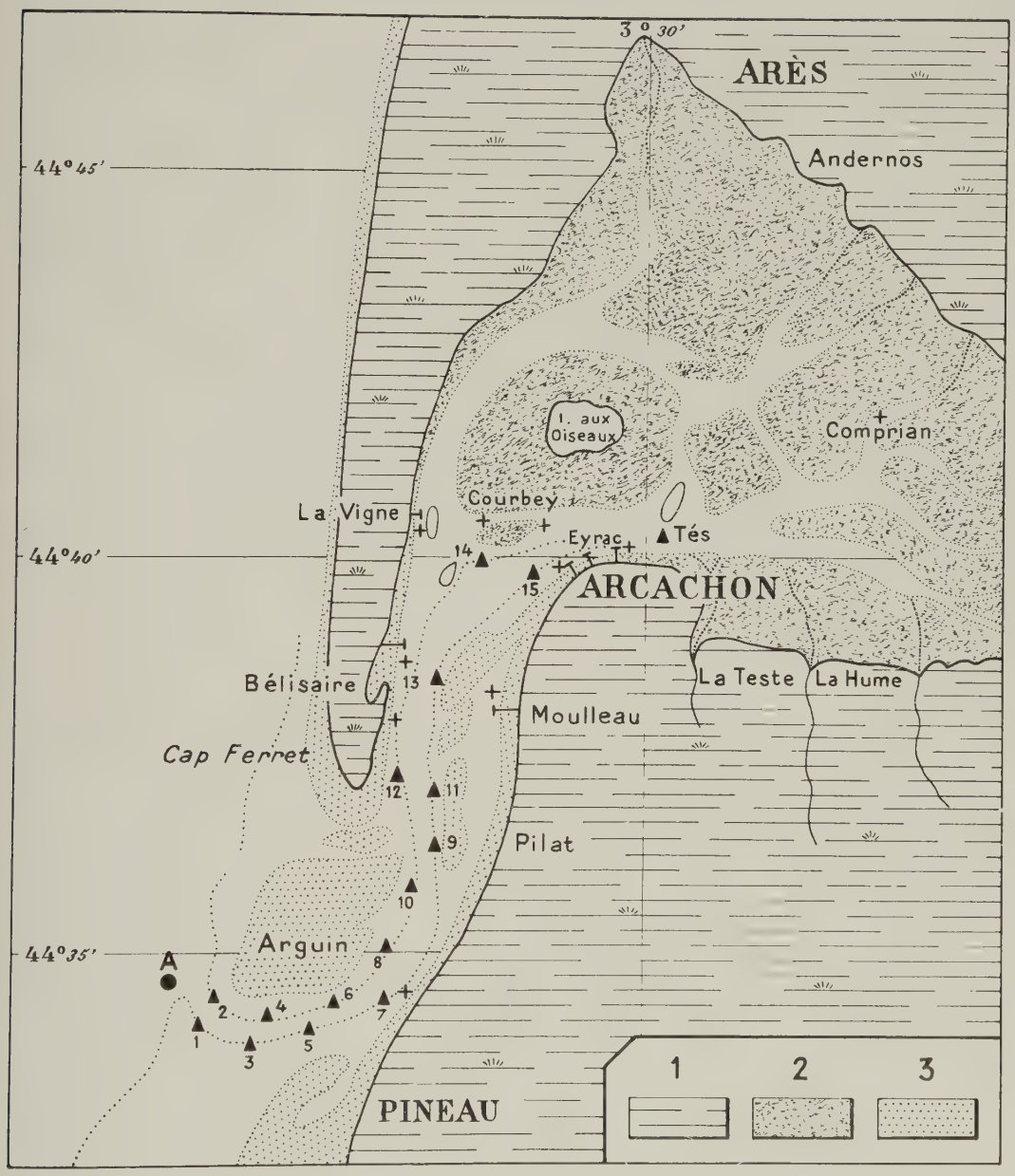
L'examen des tableaux I et II montre que ces moulières peuvent être soumises à des conditions hydrologiques assez différentes.

Substrats naturels : il existe des moulières spontanées établies sur le substrat des chenaux (sable ferrugineux assez dur). Ces populations se développent dans la partie supérieure de l'étage infra littoral. Elles n'émergent jamais car elles se rencontrent en moyenne entre les cotes — 1 et — 4 Leur répartition varie d'une année à l'autre mais, d'une façon générale, nous les trouvons toujours dans des zones franchement océaniques (Moulleau, lagune de Pineau, blockhaus du Pilat, cap Ferret Hortense, pointe sud) où la sédimentation organique est peu importante en raison de très violents courants de marée et de l'absence d'herbiers de Zostères. Leur existence temporaire est due aux ravages causés par les étoiles de mer (*Asterias rubens* MULLER) ; ces populations sont surtout constituées de jeunes individus.

Enfin, il existe de petites moulières établies sur certains gisements naturels d'huîtres portugaises, en particulier dans le chenal de Comprian. Ces populations sont soumises à des conditions très saumâtres.

b) Moulières peuplant des substrats pélagiques.

Je désigne sous le nom de « *substrats pélagiques* » les nombreuses bouées balisant le chenal ccès de la rade d'Arcachon. Ces bouées et leurs chaînes sont tapissées par des moulières dont lensité de population est extraordinaire. Comme ces bouées sont échelonnées depuis l'océan jusque



. — *Répartition des moulières étudiées dans le bassin d'Arcachon. 1 dunes et forêts. 2 zone intercotidale (plages ablo-vaseuses et bancs de vases nommés « crassats »). 3 plages sableuses et bancs de sable.* Les triangles repré-ntent les bouées balisant le chenal d'accès au port d'Arcachon, les croix indiquent l'emplacement des moulières enthiques.

dans le chenal du Teychan (par le travers d'Arcachon), ces moulières sont soumises à un gradient progressif de salinité (tabl. I). Ces biotopes sont toujours immergés.

En général, l'on trouve assez peu d'Eponges et de Tuniciers sur ces substrats (surtout dans les zones franchement océaniques) ; les prédateurs (étoiles de mer) sont rares. Les moules, ne rencontrant presque aucune compétition dans la colonisation de ces substrats, occupent la totalité des surfaces offertes. La moulière descend en général assez près du fond (jusqu'à — 15 m en certaines stations).

Ceci permet de constater que les moules ne sont pas strictement localisées dans la partie inférieure de la zone de balancement des marées. Leur zonation dépend d'une part de l'action des prédateurs et d'autre part de la compétition avec certaines espèces coloniales sessiles dont le développement est très rapide : Tuniciers, Bryozoaires, Eponges.

C. - Moulière de Capbreton.

Cette moulière, fort riche, tapisse les parois du quai du « Courant d'Hossegor » et les piliers de l'appontement du phare de Capbreton. Sa situation dans l'étage mésolittoral et la partie supérieure de l'étage infralittoral est identique à celle de certaines stations du bassin d'Arcachon (Eyrac). La partie sud-ouest de la moulière est soumise à des influences franchement océaniques (Phare), celle qui tapisse les parois du quai du canal à de très fortes variations de salinité dues aux eaux douces du « Courant d'Hossegor ».

D. - Moulière de la Barre de l'Adour.

Mêmes observations que pour celle de Capbreton.

E. - Moulières des rochers de la côte basque.

De petites moulières se développent dans des anfractuosités de certains rochers de la côte basque (La Gourèpe, Rocher de la Vierge). Ces stations sont situées dans la partie inférieure de l'étage mésolittoral. Ces biotopes sont franchement océaniques.

F. - Moulières du port de la douane (Bidassoa).

Cette moulière, actuellement en voie de régression, est établie sur une digue et sur les appontements du port de la douane, dans l'estuaire de la Bidassoa. Les variations de salinité sont considérables (de 34 ‰ 12 ‰).

Cette brève analyse des conditions biotiques auxquelles sont soumises les différentes populations permet de mettre en évidence les faits qui suivent.

Zonation.

La limite supérieure de la moulière est bien définie et se situe en moyenne vers la cote + 2.40. dans le bassin d'Arcachon, juste au-dessous de l'horizon à *Fucus vesiculosus* et *F. platycarpus*. Lorsque la mer est très agitée (jetée de Capbreton), cette limite supérieure peut être un peu plus élevée.

La limite inférieure est excessivement variable. On sait qu'en Mer baltique les moules arrivent à former des bancs vers — 30 à — 40 m et que cette zonation exceptionnelle est due au fait que les eaux les moins dessalées se trouvent en profondeur (Remane, 1956).

Dans le bassin d'Arcachon, la *limite inférieure* de la population semble être une *limite de* npétition. Les espèces encroûtantes (Spongiaires) ou coloniales (Tuniciers) pullulent dans ces x tranquilles et polluées et étouffent les jeunes moules. D'autre part, l'installation de moulières fondes est pratiquement impossible du fait de l'extrême abondance d'*Asterias rubens*. Seules les îne de bouées océaniques présentent des populations abondantes (jusque vers — 15 m) car les ules sont hors de portée des astéries.

Limites létales.

Dans la région étudiée, les écarts de températures sont trop faibles pour que l'on puisse mettre évidence des limites létales thermiques. Toutefois les températures hivernales, certaines années ticulièrement rigoureuses (février 1956), ont pu descendre, pendant plus d'un mois au-dessous 0°C. Les moules ont très bien résisté à ces températures exceptionnelles et il est important de peler ici que l'aire de répartition de *M. edulis* s'étend jusque dans les mers polaires boréales.

L'étude de la répartition des moulières dans le bassin d'Arcachon, en fonction du gradient de nité, permet de situer approximativement la limite létale saline inférieure. La densité des popu- ons diminue très rapidement vers l'est du bassin d'Arcachon, dans les chenaux qui drainent les x douces d'une rivière landaise nommée l'Eyre. La dernière station, marquant la limite écolo- ue de la population, est celle du « Banc d'huîtres » de Comprian-Audenge.

La salinité, pendant les mois d'hiver et à marée haute, est très souvent inférieure à 10 ‰.

Les travaux récents de Ricci (1958) et de Schlieper (1958) apportent d'intéressantes données érimentales sur le problème des limites salines létales chez les moules. *Mytilus edulis* se classe, près ces auteurs, parmi les animaux marins *poïkilosmotiques*. L'isotonicité (entre 30 et 15 ‰) t être atteinte, avec le milieu extérieur, au bout d'environ 24 heures. Les limites létales salines aient situées vers 60 ‰ (pour la limite supérieure) et vers 5 à 6 ‰ (pour l'inférieure). On ignore ore s'il existe une relation entre ces limites salines et la température ; il est en effet peu probable température et salinité se comportent comme deux variables indépendantes. Enfin, la nature ne du changement de salinité paraît, suivant Ricci (1958), être importante, les moules résistant ux à des variations très lentes (plusieurs semaines) qu'à des variations brutales. Les change- ts de salinité affectent vraisemblablement le métabolisme et Schlieper (1958) indique que la sommation d'oxygène par les branchies est plus grande dans l'eau saumâtre (15 ‰) que dans u de mer à 30 ‰).

- LES POPULATIONS ETUDIEES. PROBLEME DE L'ISOLEMENT SPECIFIQUE DE *M. EDULIS* L. ET DE *M. GALLOPROVINCIALIS* LMK.

Le problème de l'isolement spécifique de *Mytilus edulis* L. et de *M. galloprovincialis* Lmk a été ié par de nombreux malacologues ; presque tous sont arrivés à considérer que *M. edulis* et *galloprovincialis* n'étaient que deux formes distinctes d'une même espèce. Certains d'entre eux me Fischer-Piette (1955) et Bouxin (1956) pensent qu'il s'agit d'une espèce douée d'une de variabilité et que les phénotypes « *edulis* » et « *galloprovincialis* » ne sont que des formes- es entre lesquelles tous les intermédiaires peuvent exister. Ces variations seraient sous la dépen- ce des facteurs biotiques régnant aux différentes stations.

Devant ultérieurement comparer la durée et la vitesse des phénomènes sexuels chez *M. edulis* *M. galloprovincialis*, il fallait donc que je reprenne la discussion de ce problème de systématique.

Morphologie comparée de *M. edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk.

Pour la description des types, je renverrai aux diagnoses des auteurs. Le genre *Mytilus* a fait et de révisions importantes de Locard (1889), de Lamy (1936) et, récemment, Dodge (1952) blié un travail critique sur les « Mollusques de Linné ».

En ce qui concerne la morphologie interne, rappelons que KRUKENBERG (1882) a pu relever entre *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis* quelques légères différences. Enfin, l'anatomie détaillée de *M. galloprovincialis* est décrite d'une façon magistrale dans la magnifique monographie de LIST (1902).

FIG. 2. — *Morphologie de* Mytilus galloprovincialis LMK. (A) *et de* Mytilus edulis L. (B). *Station d'Eyrac.*

L'extrême variabilité de la morphologie des valves se traduit par le très grand nombre de variétés « ex-forma » ou « ex-colore » décrites par les différents auteurs et dont la liste exhaustive et critique figure dans le remarquable travail de BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLFUS (1890). Cette particularité rend malaisée la détermination des individus, aussi est-il fondamental de ne point se limiter à l'étude de coquilles de collections mais d'étudier statistiquement les populations dans leurs biotopes.

Mytilus edulis L. : *M. edulis* L. des côtes du sud-ouest de la France (moules de bouchot ou individus des moulières naturelles) est identique aux individus décrits par HEPPER (1957) en Angleterre et par NOBRE (1932) sur les côtes du Portugal. La morphologie externe de *M. edulis* paraît donc être constante dans toutes les stations du littoral atlantique. Par contre, la forme nordique de *M. edulis* paraît légèrement différer de la forme atlantique (muscle adducteur antérieur des valves plus petit, hauteur du corps plus faible par rapport à la longueur, ce qui confère à l'animal une forme plus allongée). Les individus de la Mer baltique présentent également une morphologie légèrement différente (coquille très épaisse) (fig. 2).

Mytilus galloprovincialis LMK. : La variabilité de cette « forme » semble être beaucoup plus grande, sur les stations étudiées, que celle de *M. edulis*. J'ai pu retrouver, en prospectant les différents biotopes, presque toutes les variétés décrites par les auteurs. Nous verrons ultérieurement qu'il existe un lien entre la présence de certaines variétés et un habitat particulier.

Ceci posé, d'autres caractères morphologiques assez fidèles rendent service pour distinguer *edulis* de *M. galloprovincialis*. Le tableau suivant donne les plus caractéristiques.

Mytilus edulis	*Mytilus galloprovincialis*
Région postérieure du manteau blanc-brunâtre.	Région postérieure du manteau noir-violacé.
Muscle adducteur antérieur petit et à insertion très latérale.	Muscle adducteur antérieur plus gros et à insertion moins latérale.
Coquille présentant des bandes violacées longitudinales (après avoir enlevé le périostracum).	Coquille de couleur homogène sans grosses bandes violacées.

On ne saurait trop insister sur l'importance du dernier caractère différentiel donné dans ce leau. La présence de bandes longitudinales violacées se retrouve chez tous les individus (*M. edulis*) exclusion d'individus très rares (« moules blondes » chez lesquelles le periostracum a une couleur nâtre).

J'ai étudié statistiquement la présence de ce caractère sur de grandes populations provenant de opes différents. Les individus étaient triés en deux lots : ceux qui possédaient ces bandes et ceux n'en possédaient pas. Tous les individus de cette dernière catégorie présentaient également un nteau dont le bord externe postérieur était noir violacé.

L'étude biométrique de ces deux lots (voir ci-après : croissance relative en hauteur par rapport largeur) a toujours donné des courbes distinctes. Or les caractères de coloration sont sous lépendance de facteurs génétiques. *Mytilus edulis* possèderait donc ces facteurs qui pourraient quer chez *Mytilus galloprovincialis*.

En conclusion, l'étude de la morphologie externe comparée des deux formes doit non seulement er sur l'examen de la coquille mais aussi sur celui des caractères différentiels précités (couleur manteau, de la coquille).

- Répartition et variabilité de *M. edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk. dans les biotopes prospectés.

a) Physionomie des différentes populations.

Baie de l'Aiguillon et moulière de Talmont : les moules appartiennent toutes à la « forme » *is* de type « atlantique ».

Bassin d'Arcachon : dans la station franchement saumâtre du banc d'huîtres de Comprian-enge, on ne rencontre que *M. edulis*. *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis* coexistent dans stations soumises à des influences saumâtres (jetées d'Arcachon, coffre du Tès), toutefois *edulis* domine (81 à 95 % de la population).

M. galloprovincialis présente, dans ces stations, une morphologie particulière identique à ariété décrite par LOCARD (1889) sous le nom de *dilatata* (moule très haute) (fig. 2).

La densité de population de *M. galloprovincialis* augmente beaucoup dans les stations soumises s influences océaniques (digues de La Vigne, jetée de Bélisaire, épave du « Bateau en ciment » Pilat). Toutefois, quelques stations benthiques sont uniquement constituées par l'une ou l'autre rme » (plage d'Hortense). Enfin les bouées des passes renferment une riche population de *galloprovincialis* (de 40 à 70 %). Cette « forme » recueillie sur les bouées présente une mor-

phologie caractérisée par une diminution de la hauteur ce qui lui confère une allure plus allongée que celle des individus des stations saumâtres d'eau tranquille. Ces individus de bouées ressemblent aux variétés de *M. galloprovincialis acrocyrta* (DAUTZENBERG 1890, pl. 25, fig. 10-15, T. II) ou *herculea* (MONTEROSATA).

Il est très important de signaler qu'il existe sur ces bouées des formes douteuses qu'on ne peut attribuer avec certitude ni à *M. edulis* ni à *M. galloprovincialis* et qui présentent des caractères intermédiaires (morphologie des valves, couleur du manteau, stries de la coquille). Ces individus ne sont jamais nombreux.

Le tableau ci-après donne les proportions des « types » observés dans les différents biotopes du bassin d'Arcachon.

Stations (septembre 1957)	*M. edulis*	« formes intermédiaires »	*M. galloprovincialis*
1° *Bouées :*			
B. de Biscarosse	48	3.3	48.7
B. atterrissage	44	4	52
Bouée 1	40	3	57
Bouée 2	48	2	50
Bouée 4	42.2	1.1	56.7
Bouée 5	37	4	59
Bouée 7	44	3.8	52.2
Bouée 8	77	4	19
Bouée 9	69	1	30
Bouée 10	51	5	44
Bouée 11	76	3.6	20.4
Bouée 13	72.5	2.5	25
Bouée 15	78	2.2	19.8
Coffre du Tès	88.1	2.2	9.7
2° *Stations benthiques*			
Hortense sud	89.1	1.1	9.8
Pilat	8.2	3.1	88.7
Jetée Bélisaire	47.1	2.4	50.5
Jetée Moulleau	37.9	3.6	58.5
Jetée Thiers	51.1	2.9	46
Jetée Eyrac	94.1	1.3	4.6
Jetée Nouvelle	97.1	0.4	2.5
Banc de Comprian	100	0	0

Port et jetée de Capbreton : les deux formes coexistent mais la forme « *galloprovincialis* » est partout dominante, surtout dans la zone la plus soumise aux influences océaniques (jetée du Phare). Dans la région saumâtre (courant de Capbreton), *M. galloprovincialis* présente la morphologie de la variété « *dilatata* » ; dans la zone océanique les individus peuvent se rapporter aux variétés « *acrocyrta* » ou « *herculea* ». Enfin, la moulière de la jetée est presque exclusivement constituée par des *M. galloprovincialis* de hauteur très faible qui rappellent une variété de *M. edulis* décrite par LOCARD (1889) sous le nom de « *spatulinus* ». Ces dernières formes sont alors très difficiles à séparer de *M. edulis ;* toutefois, le bord postérieur du manteau est toujours violacé et les branchies arangées.

Barre de l'Adour : mêmes observations que pour le Port et la jetée de Capbreton.

Rochers de Biarritz (La Gourèpe, Peyreblanque, Port des Pêcheurs) : dans ces stations, les moules ont des formes aberrantes dues vraisemblablement à l'action mécanique intense des vagues et aussi à l'action du sable en suspension dans l'eau de mer qui érode les coquilles (lors de certaines tempêtes). Ces individus appartiennent à la forme « *galloprovincialis* ». Reparqués à Arcachon

rrac), leur croissance s'est effectuée normalement. Ces individus ont alors acquis la morphologie *M. galloprovincialis* var. *dilatata*.

Estuaire de la Bidassoa : toute cette population appartient, sans exception, à la forme « *gallo-vincialis* » var. *dilatata* Locard. Les moules se développent en eau saumâtre. Leur morphologie pelle celle des biotopes saumâtres du bassin d'Arcachon ou de Capbreton (forte hauteur de la uille).

b) Quelques remarques sur cette répartition.

L'analyse simultanée des facteurs biotiques régnant aux différentes stations et de la nature des ulations constituant la moulière permet de mettre en évidence les faits nouveaux suivants :

Variabilité des individus : *Mytilus galloprovincialis* présente un potentiel de variabilité plus ortant que *M. edulis*, ce qui se traduit par l'acquisition d'une morphologie spéciale (variétés) dont présence, dans un biotope, semble être fonction de certaines conditions écologiques.

La variété « *dilatata* » de *M. galloprovincialis* domine statistiquement dans les biotopes soumis es influences saumâtres et baignés par des eaux peu agitées. L'apparition de cette variété semble indépendante de la zonation car on la trouve également dans l'étage mésolittoral et dans des es toujours immergées (Coffre du Tès).

Les variétés «*acrocyrta* » ou « *herculea* » semblent être confinées dans des biotopes aux eaux ées et franchement océaniques, quelle que soit la zonation des populations.

Répartition : l'étude comparée de la répartition de *M. edulis* et *galloprovincialis* permet de tre en évidence les points suivants :

1° *Mytilus galloprovincialis* paraît être plus sensible, comme l'indique Hepper (1957), aux variations de salinités, que *M. edulis*. Il est un fait que dans le bassin d'Arcachon, la densité de *M. galloprovincialis* varie dans le même sens que le gradient de salinité. Absentes dans la zone saumâtre de l'Eyre (Comprian), ces populations sont peu importantes sur les jetées d'Arcachon. Elles croissent en importance dans les zones océaniques. On peut alors se demander si la limite saline létale de *M. galloprovincialis* est la même que celle de *M. edulis*.

2° Le taux de fréquence de *M. edulis* et de *M. galloprovincialis*, dans un même biotope, est indépendant de la densité totale de la population.

Cette observation est importante car elle permet de répondre par la négative aux hypothèses ses par certains auteurs selon lesquelles la réalisation de la « forme » *galloprovincialis* serait due absence de gêne mécanique (Fischer-Piette).

Mytilus edulis et *M. galloprovincialis* coexistent dans des moulières où la densité de popula- dépasse cent individus au dm^2. Si l'on constate effectivement une assez grande variabilité dans morphologie de *M. galloprovincialis*, il ne semble pas que le facteur densité de population inter- ne mais plutôt les facteurs hydrologiques. En effet la variété « *dilatata* » se rencontre aussi bien s des populations très clairsemées (Hendaye) que dans des populations très tassées (jetées rcachon).

3° Enfin, la répartition de *Mytilus galloprovincialis* ou de *M. edulis* est absolument indépendante de la zonation de ces populations.

Croissance comparée de *M. edulis* L. et de *M. galloprovincialis* Lmk.

J'ai étudié sur de grandes populations provenant des différentes stations la croissance des deux rmes ».

a) Etude de la taille (longueur) en fonction de l'âge.

Pour pouvoir comparer entre eux les résultats, j'ai étudié des populations récoltées dans des conditions identiques de zonation (limite des étages méso- et infralittoral). La méthode de PETERSEN permet de mettre en évidence des tailles modales qui correspondent à différents « groupes d'âges ».

L'examen des résultats a montré que la croissance de *Mytilus edulis* et de *M. galloprovincialis* dans une même station était presque identique. On retrouve en effet les mêmes tailles modales.

Le tableau ci-après résume ces résultats (Eyrac + 1.10) pour *M. edulis* :

		Tailles modales en mm		
		animaux nés en 1956		
1956 :	juin	11	45	53
	juillet	19	46	53
	août	22	46	54
	septembre	28	47	53
	octobre	34	47	
	novembre	38	48	
	décembre	39	48	
		animaux nés en 1957		
1957 :	janvier	40	49	
	février	40	49	
	mars	41	49	
	avril	43	50	
	mai	7	44	51
	juin	12	45	52

b) Croissance relative en hauteur et en épaisseur.

J'ai étudié la croissance relative en hauteur (plus grande distance entre le bord dorsal et ventral des valves) et en épaisseur par rapport à la longueur de l'animal.

Matériel et techniques. Les populations décrites ci-dessus ont été étudiées. Les individus « intermédiaires » étant statistiquement négligeables, je les ai éliminés. Les deux lots, *M. edulis* et *M. galloprovincialis*, ont été soigneusement triés en se fondant sur les caractères morphologiques indiqués ci-dessus. Pour chaque station, une population minimum de 300 individus de chaque catégorie a été ainsi examinée. Les mesures ont été faites au pied à coulisse, les longueurs groupées en classes millimétriques. Pour chaque classe j'ai calculé la moyenne arithmétique des hauteurs et des épaisseurs correspondantes. Enfin, pour deux valeurs de la longueur pour chaque population, j'ai calculé les écarts types des valeurs correspondantes de H et E.

Les courbes traduisant ces résultats (fig. 3) sont exprimées en coordonnées logarithmiques : ce sont des droites. Les fonctions qui représentent l'accroissement en H ou E par rapport à L sont donc des exponentielles.

Résultats. Les tableaux ci-après indiquent la valeur des paramètres calculés à partir des ırbes.

1° Accroissement relatif en hauteur (H) par rapport a la longueur (L)

Stations	*M. edulis*	*M. galloprovincialis*
Baie de l'Aiguillon	$H = 0.899.L^{0.82}$	
Jetée d'Eyrac	$H = 0.894.L^{0.83}$	$H = 0.830.L^{0.90}$
Capbreton	$H = 0.889.L^{0.83}$	$H = 0.824.L^{0.90}$
Hendaye		$H = 0.819.L^{0.94}$
Bouzigues (1)		$H = 0.702.L^{0.95}$
Bouée 1	$H = 0.889.L^{0.81}$	$H = 0.838.L^{0.86}$
Bouée 2	$H = 0.902.L^{0.80}$	$H = 0.847.L^{0.87}$
Bouée 4	$H = 0.891.L^{0.83}$	$H = 0.809.L^{0.89}$
Bouée 5	$H = 0.883.L^{0.84}$	$H = 0.802.L^{0.89}$
Bouée 9	$H = 0.893.L^{0.83}$	$H = 0.841.L^{0.88}$
Bouée 13	$H = 0.904.L^{0.82}$	$H = 0.825.L^{0.89}$
	Pente des droites : $n = 9$ $\bar{X} = 0.826$ $s = \sqrt[2]{\frac{\Sigma (X - \bar{X})^2}{n}} = \pm 0.0137$	Pente des droites : $n = 10$ $\bar{X} = 0.897$ $s = \sqrt[2]{\frac{\Sigma (X - \bar{X})^2}{n}} = \pm 0.0272$

(1) J'ai tenu également à étudier, à titre comparatif, une population de *M. galloprovincialis* typique de Méditerranée, recueillie à Bouzigues. Je remercie M. Euzet de sa cordiale collaboration.

2° Accroissement relatif en épaisseur (E) par rapport a la longueur (L)

Stations	*M. edulis*	*M. galloprovincialis*
Jetée d'Eyrac	$E = 0.470.L^{0.93}$	$E = 0.468.L^{0.94}$
Capbreton		$E = 0.454.L^{0.93}$
Hendaye		$E = 0.468.L^{0.94}$
Bouzigues		$E = 0.435.L^{0.95}$
Bouée 1	$E = 0.459.L^{0.94}$	$E = 0.447.L^{0.94}$
Bouée 4	$E = 0.451.L^{0.93}$	$E = 0.462.L^{0.93}$
Bouée 5	$E = 0.476.L^{0.92}$	$E = 0.464.L^{0.92}$
Bouée 9	$E = 0.468.L^{0.93}$	$E = 0.478.L^{0.94}$
Bouée 13	$E = 0.472.L^{0.93}$	$E = 0.468.L^{0.94}$

Discussion des résultats. La croissance en hauteur par rapport à la longueur est allométrique. xamen des courbes et des tableaux précédents met en évidence les faits nouveaux suivants :

a) Le coefficient angulaire des droites représentant chez *M. edulis* les variations de la fonction $H = f(L)$ est toujours plus faible pour *M. edulis* que pour *M. galloprovincialis*. Les différentes valeurs calculées, pour des populations soumises à un gradient de salinité allant de stations saumâtres aux eaux tranquilles au domaine océanique aux eaux très agitées, ne se recoupent jamais (*M. edulis* $= 0.826 \mp 0.0137$, *M. galloprovincialis* $= 0.897 \mp 0.0272$). Les deux droites sont donc toujours distinctes, quelles que soient les stations.

b) Lorsque le coefficient angulaire diminue pour *M. galloprovincialis*, il diminue également pour *M. edulis* (ex. : bouées 1 et 2).

c) L'examen des fonctions montre que le potentiel de variabilité de *M. galloprovincialis* est plus grand que celui de *M. edulis*. Cela se traduit morphologiquement, chez la première espèce, par un très grand nombre de variétés « ex-forma ».
La variété « *dilatata* » de LOCARD domine dans la population lorsque le coefficient angulaire est égal ou plus grand que 0.90, la variété « *acrocyrta* » ou « *herculea* » lorsque sa valeur est plus petite que 0.90. Enfin la population méditerranéenne de l'étang de Thau (Bouzigues) présente une forme de croissance légèrement différente de celle de la population atlantique étudiée de *M. galloprovincialis* et qui se rapprocherait de celle de la population d'Hendaye.

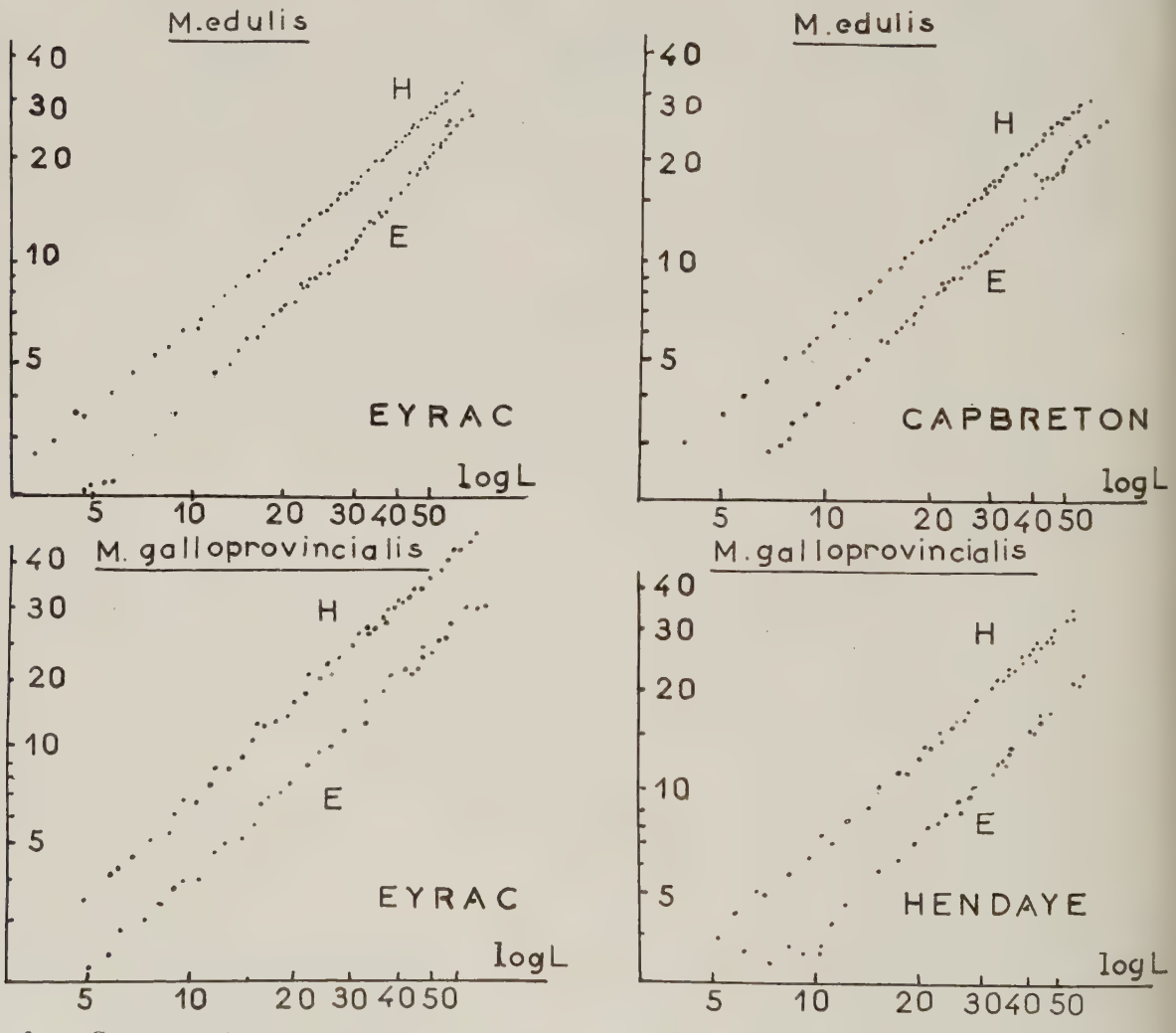


FIG. 3. — *Croissance relative en hauteur et en épaisseur par rapport à la longueur chez* Mytilus edulis *et* Mytilus galloprovincialis. (Mesures exprimées en mm.)

Nous voyons donc, en conclusion, que la croissance en hauteur de *M. galloprovincialis* est incontestablement distincte de celle de *M. edulis*. La variabilité de *M. galloprovincialis* semble être étroitement en rapport avec les incidences externes (salinité, température, agitation de l'eau) sans que l'on

se encore discriminer le rôle particulier de chaque facteur biotique. La croissance en hauteur chez *galloprovincialis* est plus importante dans les stations affectées par des influences saumâtres ux eaux tranquilles.

La croissance en épaisseur (E) par rapport à la longueur (L) est également allométrique mais courbes obtenues pour les deux populations sont très voisines ; il arrive que l'on puisse superposer courbes E = f (L) (pour *M. edulis* les coefficients angulaires varient entre 0.92 et 0.94 et pour *galloprovincialis* entre 0.92 et 0.95). La croissance en épaisseur est donc statistiquement iden- e pour les deux « formes ». Ce résultat permet d'infirmer une idée couramment répandue suivant elle, pour la même taille, *M. galloprovincialis* serait plus « plate » que *M. edulis*. Il s'agit vrai- blablement d'une illusion d'optique due au fait que l'angle formé par le bord externe ventral valves est plus aigu chez la première forme que chez la seconde.

- Conclusions et hypothèses.

Cette étude apporte donc les faits nouveaux suivants :

1° La diagnose des deux « formes » ne doit pas être seulement effectuée sur des valves mais sur des moules fraîches, la coloration du bord externe du manteau et celle des valves (stries longitudinales violettes) devant entrer en ligne de compte, les individus ne présentant pas simultanément ces caractères devant être rejetés dans la catégorie des « formes intermédiaires ».

2° La vitesse de la croissance en longueur est très voisine dans un même biotope pour les deux populations (tailles modales très proches). L'accroissement en épaisseur semble également être presque identique. Mais, l'accroissement en hauteur obéit au contraire à des lois différentes et l'on constate une plus grande variabilité chez *M. galloprovincialis* que chez *M. edulis*.

Il semble donc que nous ayons affaire à deux phénotypes distincts, ne pouvant passer de l'un utre et susceptibles d'une certaine variabilité pour le caractère Hauteur. Cette variabilité serait ion des conditions hydrologiques.

3° Il existe dans toutes les populations une proportion très faible de « types intermédiaires » (de 1 à 5 %). On peut alors émettre l'hypothèse qu'il s'agit soit d'hybrides, soit de phénotypes nouveaux obtenus par la recombinaison de certains facteurs.

J'ai tenté des hybridations, dans les deux sens, entre *M. galloprovincialis* et *M. edulis*. tous les cas, j'ai obtenu des larves viables, parfaitement normales. Malheureusement, des tions défectueuses d'élevage n'ont pas permis d'obtenir la métamorphose de ces larves ne d'ailleurs dans les mêmes conditions celle de larves témoins provenant de fécondations *lis* » femelle × « *edulis* » mâle).

J'ai enfin essayé de déterminer le nombre de chromosomes caractéristique de *M. edulis* et de *alloprovincialis* (coloration à l'orcéine suivant la technique de Staiger sur des oocytes en e : numération des tétrades). Chez les deux formes l'on peut facilement compter 14 tétrades i donnerait le même nombre de chromosomes 2n = 28 pour *M. edulis* et *M. galloprovincialis*. effectué des comptages de chromosomes de mitoses somatiques chez *M. galloprovincialis*, etrouvé 2n = 27-29. Je ne l'ai pas encore fait chez *M. edulis*.

Enfin nous verrons ultérieurement que les séquences du cycle sexuel de *M. galloprovincialis* légèrement différentes, pour un même biotope, de celles de *M. edulis*. D'autre part, Bluhm) a montré que pour une même taille, le poids vif (après ablation des valves) était statistique- plus fort chez *M. edulis* (d'Allemagne) que pour *M. galloprovincialis* (de Méditerranée).

Ces premiers résultats montrent que certaines particularités biologiques (croissance en hauteur, sexuel) permettent de séparer les formes « *galloprovincialis* » et « *edulis* » malgré une grande ilité des individus (forme de la coquille). Toutefois, la présence probable du même nombre romosomes et la possibilité d'hybridation sembleraient prouver que l'on a affaire à deux races quement distinctes d'une même espèce, douées chacune d'une grande variabilité en fonction des tions écologiques.

CHAPITRE II

LES GONADES, LA GAMÉTOGENÈSE ET LA SÉQUENCE DES PHÉNOMÈNES SEXUELS

Les résultats des recherches exposées dans ce chapitre ont pour but de fournir des assises solides aux recherches expérimentales. En particulier, l'étude de l'émission des gamètes implique la connaissance des saisons de maturité sexuelle comme celle de la cytologie des gonades des animaux mûrs. Les expériences d'ablations de ganglions nerveux provoquent, nous le verrons, des perturbations sérieuses dans la séquence des phénomènes sexuels. Ces résultats ne sont interprétables que dans la mesure où l'on connaît, d'une façon très précise, les modalités du cycle sexuel chez les témoins.

J'ai essayé de suivre les différentes étapes de la gamétogenèse chez *Mytilus edulis* L. et chez *M. galloprovincialis* Lmk. L'étude comparée des cycles sexuels de différentes populations appartenant à des biotopes saumâtres ou océaniques s'est révélée fructueuse en montrant des différences assez considérables, suivant les stations. Je me suis attaché à préciser non seulement les séquences de ces phénomènes mais aussi leur durée et leurs modalités : histophysiologie de la gamétogenèse, cycles internes synchrones des phénomènes sexuels, métabolisme de certains constituants.

Cette étude monographique, tout en servant de fondement aux investigations expérimentales, apporte des précisions sur le cycle biologique de *Mytilus*. En effet, à l'exception d'une sérieuse étude de Bouxin (1954) sur les moules de la région de Concarneau, de quelques renseignements très imprécis de Herdmann (1893), Berner (1935) et Lambert (1950) sur les populations de la baie de l'Aiguillon, on ignore tout des séquences et des modalités du cycle sexuel de *Mytilus* sur les côtes de France. Les résultats permettront d'effectuer des comparaisons entre les cycles biologiques de *Mytilus edulis* L. et de *M. galloprovincialis* Lmk. dans les différents districts de leur aire de répartition. Cette synthèse a été récemment tentée par Savage (1956) pour *Mytilus edulis* ; malheureusement, les travaux sur lesquels il se fonde ne précisent généralement pas les facteurs écologiques auxquels sont soumises les différentes populations étudiées.

Les « stades sexuels », qui désigneront dans cette étude les différentes étapes de la gamétogenèse, ont été empruntés à Chipperfield (1955). Ces stades macroscopiques ont été précisés grâce à une étude histologique des gonades, ce qui a permis de dissocier certains d'entre eux en plusieurs étapes.

I. - LE PROBLEME DU GONOCHORISME CHEZ *M. EDULIS* L. ET CHEZ *M. GALLOPROVINCIALIS* LMK.

De nombreux auteurs ont prouvé que les moules étaient des bivalves gonochoriques (Lacaze-Duthiers, 1852, Pelsenner, 1887, Coe, 1943[b]).

J'ai voulu vérifier, sur les populations étudiées, la réalité de ce phénomène afin de m'assurer qu'il ne s'agissait pas d'un cas d'hermaphrodisme successif comme chez *Chlamys varia* L.

J'ai, d'une part, étudié la sex-ratio de différentes populations de *Mytilus edulis* L. et de *M. galloprovincialis* Lmk. ; j'ai suivi d'autre part le déroulement, pendant plusieurs années, de la gamétogenèse chez des individus dont le sexe avait été primitivement déterminé.

- Etude de la sex-ratio.

Elle a été entreprise pour différentes populations de *Mytilus edulis* L. et de *M. galloprovincialis* Lmk. provenant de biotopes assez variés. Le tableau III donne les résultats obtenus pour quelques stations de l'étage mésolittoral dans le bassin d'Arcachon.

De cette étude nous pouvons dégager les faits suivants :

1° Quel que soit l'âge des animaux, la proportion des sexes est en gros la même pour une même station.

2° Il n'y a jamais de variations notables entre les différents biotopes, le nombre des mâles étant toujours très voisin du nombre de femelles pour chaque classe millimétrique (égalité numérique des sexes).

3° Ces constatations valent à la fois pour *M. edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk.

Les populations étudiées sont vraisemblablement gonochoriques, le nombre de mâles et de femelles est à peu près semblable quel que soit l'âge des individus. Ricci (1957) a récemment formulé des conclusions identiques.

- Cycle sexuel d'animaux témoins.

Afin de vérifier cette hypothèse, j'ai suivi pendant deux années consécutives le cycle sexuel d'individus dont le sexe avait été primitivement repéré. De jeunes moules, récoltées à Eyrac, sont ouvertes, suivant le sexe (il suffit lors du premier cycle sexuel de faire bailler les valves et de prélever un petit morceau du manteau qui est examiné). Les jeunes animaux sont reparqués dans leur biotope sur des surfaces préalablement nettoyées ; des numéros, gravés sur les coquilles permettent d'identifier ultérieurement les individus.

Ces expériences, commencées en 1955 sur des moules de 25 à 35 mm (500 individus de chaque lot reparqués), ont permis l'examen d'un certain lot d'individus en 1956 et 1957. Je n'ai jamais constaté de changement de sexe.

Ces résultats nous montrent donc que les populations étudiées sont gonochoriques. Toutefois, j'ai rencontré des animaux hermaphrodites. D'après Boutan (1900) et Coe (1943) ces animaux sont facultionnels. Le tableau ci-après donne la proportion des individus hermaphrodites en différentes stations.

Nombre d'hermaphrodites	Eyrac	Courbey	Bouée n° 1	Bouée Biscarosse	Capbreton
M. edulis L.	1/1000	1/4000	1/2000		
M. galloprovincialis Lmk.	1/5000			1/1000	1/1000

Ces animaux, qui feront l'objet d'une étude ultérieure, présentent une véritable mosaïque de tissus mâles et femelles diversement réparties dans le manteau et de couleur bien distincte lors de la maturité sexuelle.

II. - MORPHOLOGIE ET HISTOPHYSIOLOGIE DES GONADES AU COURS D'UN CYCLE SEXUEL.

J'examinerai très brièvement différents points d'anatomie concernant le tractus génital et l'histogenèse des gonades avant d'aborder, avec plus de détails, l'étude de l'histophysiologie de la gamétogenèse.

A. - Rappel de la morphologie du tractus génital et histogenèse des gonades.

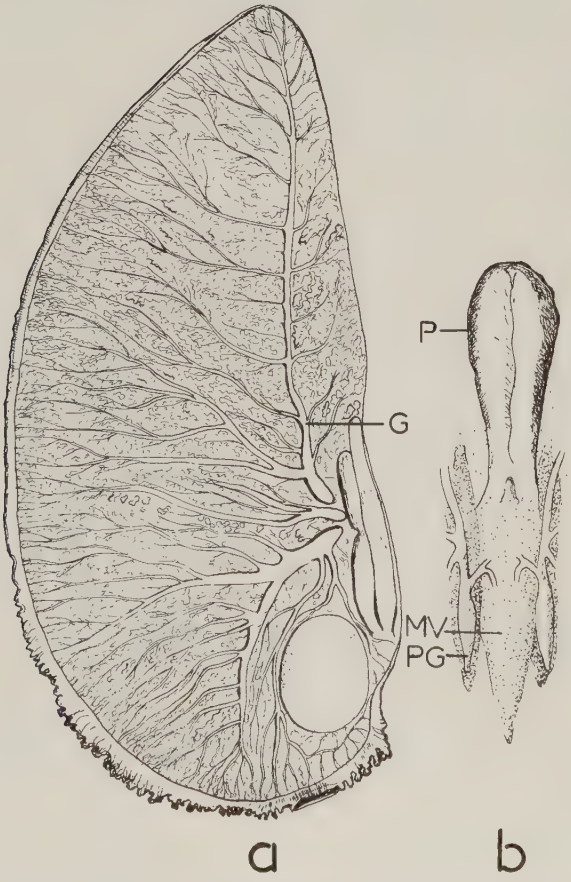


FIG. 4. — *Schéma des voies génitales.* a) *femelle avant la ponte, vue latérale.* b) *le processus génital, vue ventrale.* G : gonoductes. MV : masse viscérale. P : pied. PG : processus génital.

a) *Morphologie du tractus génital.*

On sait que chez les moules, la gonade est diffuse dans le manteau et la masse viscérale. Elle est formée par des acini qui aboutissent à des gonoductes constitués par un épithélium cilié unistratifié. Je n'ai jamais trouvé, autour de ces canaux, de formations musculaires, ce qui explique que l'évacuation des produits génitaux par les gonoductes se fasse uniquement par des mouvements ciliaires sans péristaltisme comme le signale IWATA (1949). J'ai pu souvent vérifier ce mécanisme en observant par transparence le manteau de jeunes individus qui émettaient leurs produits sexuels.

Les gonoductes issus des différents follicules forment dans le manteau trois troncs principaux (fig. 4) qui confluent dans la région dorsale du corps, au niveau de la partie inférieure du péricarde. Ce tronc commun reçoit alors un canal qui draine le côté correspondant de la masse viscérale. Le gonoducte terminal suit la paroi latérale du corps (fig. 4) et aboutit au processus génital qui débouche un peu au-dessus et en avant par rapport à l'orifice rénal ; les voies génitales et urinaires sont distinctes.

Le processus génital peut se gonfler au moment de l'émission pour constituer une ampoule. Il possède une musculature propre permettant de constater l'existence de mouvements péristaltiques lors de l'évacuation des produits génitaux.

Ces données sont donc tout à fait conformes aux descriptions classiques de LACAZE-DUTHIERS (1852), BOUTAN (1900) et LIST (1902). Il n'y a pas de différences entre la morphologie des organes chez *M. edulis* et *M. galloprovincialis*.

Histogenèse des gonades.

Rappel des travaux antérieurs.

Les différentes étapes du développement larvaire de *Mytilus* ont été étudiées par WILSON 7). Comme chez tous les lamellibranches, le matériel qui donnera les cellules sexuelles semble du blastomère 4d.

Chez le très jeune animal, les cellules sexuelles primordiales se localisent dans la portion pos- ure du corps, ventralement par rapport au péricarde, à proximité des ganglions viscéraux et des s (COE 1943[a], p. 155). D'après cet auteur, elles forment, après multiplication, deux groupes ncts situés symétriquement sur les deux côtés du corps. Ces cellules, entourées de tissu con- tif. forment des follicules tubulaires composés seulement « de gonies avec quelques cellules ulaires de peu d'importance » (COE 1943[b], p. 178). Entre ces follicules s'organisent des amas ellules conjonctives bourrées de réserves dont la dégradation permettra l'histogenèse de la de. Les follicules s'étendent dans le manteau et la masse viscérale.

Recherches personnelles.

L'étude comparée des cycles sexuels se déroulant chez *Mytilus* permet de se rendre compte chaque nouveau cycle, la gonade se reconstitue grâce à des phénomènes rappelant de très l'histogenèse de la gonade primaire. Nous verrons qu'entre deux cycles sexuels consécutifs, mal passe par une période de repos sexuel pendant laquelle la gonade revêt une morphologie particulière. Seuls subsistent des groupes de « gonies » noyées dans un tissu conjonctif très loppé ; c'est à partir de ces ébauches que les follicules se reconstituent *de novo*.

Ebauche génitale.

Chez les *Mytilus edulis* de 5 à 7 mm environ (2 mois), l'ébauche génitale est constituée par massif cellulaire situé dans la région moyenne du corps, dans un plan passant par le niveau a communication oreillettes-ventricule et perpendiculaire à l'axe du corps.

Elle est localisée dans le tissu conjonctif qui relie la masse viscérale (branches intestinales) saillie ventrale du corps appelée « bosse de Polichinelle ». Pour la repérer, il faut examiner très tivement (fig. 5_a), sur coupes sériées, la région limitée par les muscles du byssus, qui sont aux, et les muscles rétracteurs postérieurs du pied, qui sont ventraux. Les cellules de cette che (fig. 5_b) présentent sur coupes un noyau clair forme de chromatine très finement réticulée renferme un ou deux nucléoles. Le cytoplasme est assez abondant et riche en R.N.P. (forte philie et réaction positive de J. BRACHET). Les dimensions sont les suivantes : diamètre maximum cellule : 8 à 10 µ, diamètre du noyau : 7 à 9 µ, du nucléole 1 à 2 µ. Les « protogonies » lées par COE (1943) et décrites par SASKENA (1950) chez *Ostrea edulis* sont incontestablement cellules plus âgées. Cette ébauche va donner naissance à deux cordons cellulaires, symé- es par rapport au plan sagittal et qui s'accroissent en direction de la région dorsale de mal. Chacun d'entre eux se ramifie en deux branches, la plus interne qui se dirige vers la n médiane et la plus externe qui croît vers la périphérie en longeant la face interne des muscles cteurs du byssus.

Formation des follicules.

Les gonies sont entourées de cellules conjonctives aux noyaux allongés et riches en chroma- Les premiers follicules dérivent des deux ébauches précédentes par multiplication des gonies. « zones d'accroissement » se rencontrent à l'extrémité des ébauches précédemment décrites ou certaines régions latérales et se présentent sous forme de massifs cellulaires à allure syncy- et aux noyaux en mitoses. Ceux-ci sont en effet très rarement au repos, et dans ce cas leurs ons sont assez pâles (4 à 5 µ de diamètre), leur chromatine formant de très fines granulations sées souvent en amas périphériques autour du nucléole.

Coe (1943b, p. 180, fig. 2 et 4) a décrit chez d'autres espèces (*Teredo navalis* et *Mya arenaria*) des zones d'accroissement syncytiales qui rappellent celles que je viens de signaler chez *M. edulis*.

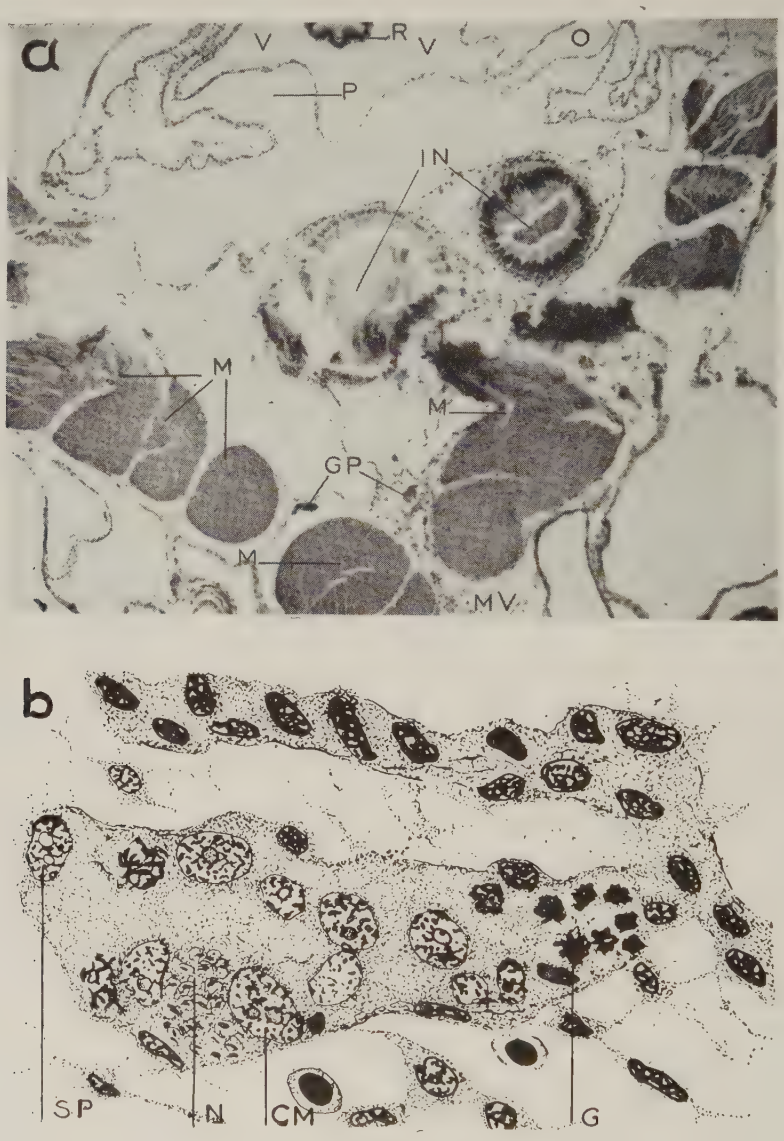


Fig. 5. — a) *Situation de l'ébauche de la gonade primaire* (Mytilus edulis *de deux mois*). *Coupe transversale au niveau du cœur colorée par le picro-indigo-carmin et par le Feulgen.* GP : gonade primaire (ébauche). IN : intestin. M : muscles adducteurs du pied. MV : masse viscérale. P : péricarde. O : oreillette. R : rectum. V : ventricule. b) *ébauche de la gonade primaire* (*schéma*). CM : « cellules-mères » des gonies. G : gonies en mitose dans la zone d'accroissement. SP : spermatogonie primaire. N : « amas » nécrotique.

Genèse des spermatogonies ou des oogonies.

Dans la région subterminale des follicules, on assiste (« zone de différenciation ») à l'individualisation des gonies à partir des éléments distaux du syncytium.

« *Cellules-mères* » *des spermatogonies ou oogonies.*

Les « cellules-mères » des spermatogonies ou oogonies proviennent directement, après croissance et différenciation, d'éléments distaux de la « zone d'accroissement ». En effet la taille ulaire augmente à mesure que l'on s'éloigne de l'apex du follicule et se stabilise entre 10 à 12 μ à 10 μ de diamètre nucléaire). Leur forme est en général irrégulière, allongée parallèlement à paroi du follicule sur laquelle elles sont largement enracinées. Les limites nucléaires sont très visibles du fait que les affinités tinctoriales de la chromatine qu'elles renferment sont faibles et le contenu chromatinien semble se fondre dans le cytoplasme périnucléaire. La chromatine se sente sous la forme de très fines granulations et le noyau renferme un et plus souvent deux très ts nucléoles dont la taille n'excède pas un micron.

Ces « cellules-mères » des gonies rappellent les « *indifferent germs-cells* » de différents auteurs E, 1943; ROUGHLEY, 1933; LOOSANOFF, 1937 ; COE et TURNER, 1938; QUAYLE, 1943). Elles aissent identiques aux « *stem-cells* » décrites récemment par TRANTER (1958) chez l'huître ière *Pinctada albina*.

Je n'ai pu mettre en évidence de différences morphologiques entre les « cellules-mères » qui sont origine des spermatogonies et celles dont dérivent les oogonies. Enfin, il est très important de aler que l'on retrouve également ces « cellules-mères » des gonies dans les gonades au repos ou ctionnelles d'animaux adultes.

Spermatogonies ou oogonies.

Les spermatogonies ou les oogonies de la gonade primaire dérivent de la multiplication des llules-mères » des gonies. Il est toutefois très rare d'observer, chez ces dernières, des figures de ses. Les éléments cellulaires qui en dérivent (spermatogonies ou oogonies primaires) ont une phologie nucléaire caractéristique et une taille réduite par rapport aux éléments précédents 10 μ de diamètre cellulaire, 5 à 8 μ de diamètre nucléaire). Chez les spermatogonies primaires, oyau possède des limites distinctes (le réseau chromatinien étant plus colorable et dense) et x nucléoles. Les oogonies primaires ressemblent aux cellules précédentes mais avec un noyau plus r et pourvu d'un seul nucléole.

Dans les deux cas le cytoplasme, réduit en quantité par rapport aux « cellules-mères » est forent basophile. Un certain nombre de ces gonies primaires (surtout chez les femelles) reste au s le long des parois des follicules, mais d'autres se divisent presque immédiatement. Les mitoses très visibles. Les follicules s'étendent alors considérablement et commencent à envahir le teau et la totalité de la masse viscérale.

Ce stade de multiplication des gonies conduit à la formation d'éléments germinaux (spermanies ou oogonies secondaires ou « terminales ») à partir desquels se différencieront respectivement les spermatocytes ou les oocytes. Les spermatogonies « terminales » ont un noyau de 4 à de diamètre très riche en chromatine et renfermant un ou deux nucléoles inférieurs à 1 μ. La le est très pauvre en cytoplasme qui reste fortement basophile. Les oogonies possèdent un au plus clair renfermant un seul nucléole riche en R.N.P. et de structure homogène. La chromatine est finement réticulée et forme souvent de fins amas périnucléolaires. Le cytoplasme est plus ndant que chez les spermatogonies (le diamètre des oogonies est sensiblement plus élevé que des spermatogonies). Il est riche en R.N.P. mais ne renferme ni glycogène, ni grains de sécréles mitochondries sont punctiformes et assez peu abondantes. Enfin, il existe quelques grains iens groupés parfois en amas ou accolés au noyau.

Nous voyons donc que l'on peut distinguer les oogonies des spermatogonies, ces dernières renant le plus souvent deux nucléoles et des amas importants de chromatine.

J'ai d'ailleurs retrouvé cette amphinucléolie chez les spermatogonies d'autres bivalves (*Gryphaea lata, Chlamys varia, Pecten maximus, Tapes decussatus*) et KOBAHASHI (1954) la signale chez *ea laperousei* = *Gryphaea gigas*.

Formations à allure nécrotique ».

Nous rencontrons dans tous les follicules *des formations à allure syncytiale renfermant du riel chromatinien en voie de nécrose* (fig. 5_b) et caractérisées par des amas de chromatine qui

perdent leurs affinités tinctoriales (hématoxyline, réaction nucléale de Feulgen). Il est très difficile de dire si l'on a affaire à une seule cellule ou à un ensemble de cellules dont les limites et les membranes nucléaires seraient devenues indistinctes. J'inclinerais plutôt vers la deuxième hypothèse car il arrive que l'on puisse distinguer, autour des amas chromatiniens, des limites rappelant celles de noyaux. J'ai pu également observer que certaines gonies paraissaient avoir des mitoses anormales, le diamètre du noyau augmentant considérablement et les chromosones semblant se fragmenter en amas chromatiniens assez volumineux. De telles cellules peuvent dégénérer sans se diviser. Enfin, ces « cellules nécrotiques » présentent une richesse particulière en phosphatases acides (réaction de Gomori). Il est donc possible que ce matériel chromatinien soit hydrolysé et réemployé par les autres gonies. Ces formations existent également chez les individus adultes ainsi que chez d'autres lamellibranches. J'en ai rencontré chez *Gryphaea angulata* Lmk. ; Coe et Turner (1938) chez *Mya arenaria,* Coe (1941) chez *Bankia setacea* signalent que des cellules folliculaires contiennent de nombreux noyaux « fragmentés et dégénérés ». Ces auteurs pensent qu'il s'agit là d'un « processus atypique de spermatogénèse ». Je ne crois pas que cette interprétation soit à retenir car, chez *Mytilus* qui est gonochorique, on trouve ces cellules nécrotiques aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Comme on les retrouve chaque fois que les processus de gamétogenèse sont en cours, *on pourrait plutôt émettre l'hypothèse provisoire que ces cellules auraient un rôle trophique en libérant des constituants nucléaires et contribueraient ainsi à l'histogenèse de la gonade.*

L'évolution ultérieure de la gonade est identique aux processus que l'on peut observer pour chaque cycle sexuel et qui seront étudiés ultérieurement. Simultanément au développement des follicules nous assistons à la prolifération, dans le manteau et la masse viscérale, de cellules conjonctives bourrées de lipides (cellules adipogranuleuses de Froutin) et de cellules de Leydig (ou vésicules de Langer) renfermant du glycogène. Ces éléments conjonctifs se réduisent à mesure que les follicules envahissent le manteau et que se déroulent les principales étapes de la gamétogenèse.

Les gonoductes s'organisent à partir de zones conjonctives qui donnent naissance à des canaux formés par un épithélium cilié. Toutefois l'ébauche du processus génital semble être d'origine ectodermique et formée par un massif cellulaire qui se différencie en donnant une cavité qui s'invagine et forme un canal qui va déboucher dans chaque gonoducte terminal.

La durée du cycle sexuel primaire est excessivement variée suivant les stations. Pour des moules nées en avril-mai la maturité sexuelle (premier cycle sexuel) est atteinte dès septembre-octobre pour les stations océaniques (bouées).

B. - Histophysiologie des phénomènes de gamétogenèse chez *M. edulis* L.

Chipperfield (1953) est le premier à proposer, pour *Mytilus edulis* une échelle de stades macroscopiques permettant de repérer grossièrement, en étudiant l'aspect du manteau, les différentes étapes de la gamétogenèse. Il désigne sous le nom de *stade 0* un stade de repos sexuel caractérisé par l'absence de follicules fonctionnels dans la gonade, la masse viscérale et le manteau étant alors bourrés de produits de réserves.

Pendant le *stade I* les follicules commencent à se développer ; le manteau perd son aspect homogène et l'on peut distinguer le dessin des premiers follicules.

Le *stade II* peut être repéré grâce au développement important des follicules qui compriment alors les cellules conjonctives ; les processus de gamétogenèse sont en cours.

L'animal atteint la maturité sexuelle pendant le *stade III* et renferme alors des gamètes prêts à être émis. Enfin les « *recently spent stages* » désignent des états de vidange partiels ou complets des gonades.

L'étude cytologique et cytochimique des différentes étapes de la gamétogenèse n'a été entreprise que tout récemment. List (1902) ne donne aucune indication sur la morphologie des cellules sexuelles. En 1954, Axe-Frazen décrit la spermiogenèse observée au microscope à contraste de phases ; Urbani-Mistruzzi et Scollo-Lavizzari (1954) donnent des indications générales et quelques précisions cytochimiques sur les principales phases évolutives de l'oocyte de *Mytilus edulis*.

Enfin, en 1957, Bolognari expose ses résultats sur l'étude cytométrique des oocytes : accroissement relatif du noyau et du nucléole pendant la croissance de l'oocyte, valeur des rapports P et n/P.

Ces études ne sont consacrées qu'à certaines étapes de la gamétogenèse. C'est pourquoi il m'a u nécessaire de donner une vue d'ensemble des phénomènes en complétant et en discutant les ultats qui avaient fait l'objet d'une publication antérieure (Lubet, 1956).

Pour la commodité de l'exposé, j'ai adopté, dans l'étude qui suivra, l'échelle de stades proée par Chipperfield. Ceci nous permettra de préciser les modalités des phénomènes et l'aspect follicules pendant chaque stade.

Stade 0 : période de repos sexuel.

Après les dernières émissions de gamètes qui ont lieu, suivant les années, fin mai ou début , les animaux entrent dans une phase de repos sexuel qui dure jusqu'à la fin du mois d'août au début de septembre. C'est essentiellement une phase de restauration caractérisée par l'accuation de nombreuses réserves ; elle coïncide avec la période de l'année où les eaux sont les s chaudes (19° à 24° C). Les dernières émissions ont complètement vidé les follicules qui se vent comprimés par l'accroissement des cellules conjonctives. Le long des parois folliculaires, e subsiste plus que quelques « cellules-mères » des gonies (« *stem-cells* ») et des spermatogonies ogonies. Ces derniers éléments donnent naissance à des gonies de taille plus petite et qui se ent les unes contre les autres, à l'intérieur des acini gonadiques comprimés. Ce sont ces éléments i que quelques gonies primaires et « stem-cells » qui constituent, pendant les mois de repos sexuel, natériel à partir duquel se reconstituera la gonade. Ces amas cellulaires sont assez difficilement bles car ils sont noyés dans la masse du tissu conjonctif.

lution du tissu conjonctif.

Les cellules conjonctives s'accroissent avant la dernière émission, pendant le mois de mai ; on rencontre dans le manteau, la masse viscérale, les palpes labiaux, etc... Ces cellules portent des s différents suivant les auteurs qui les ont tour à tour décrites (List, 1902 ; Kollmann, 1908 ; IEL, 1923 ; « cellules adipo-granuleuses » de Froutin, 1937).

Les premiers stades de leur croissance sont caractérisés par l'accumulation, dans le cytoplasme, ranulations protidiques fortement acidophiles (éosine, fuchsine acide) qui présentent les réacs caractéristiques des protides (ninhydrine, Millon). Les cellules sont primitivement fusiformes lorsque les grains formés (1 à 2 µ) deviennent très nombreux, leur taille augmente et la forme a cellule se modifie. Le cytoplasme se charge de gouttelettes lipoïdiques décelables par les eurs osmiques et prenant fortement les colorants des lipides après fixation au formol salé et es à congélation (coloration par le bleu B.Z.L. ou noir cérol). Observées *in vivo*, ces inclusions iques ont une teinte jaunâtre tirant vers l'orangé pâle. Elles appartiennent vraisemblablement roupe des *chromolipides* car les réactions des pigments caroténoïdiens sont très faibles ou s.

Ces gouttelettes lipidiques peuvent atteindre lors du maximum de réplétion des cellules u'à 4 et 5 µ de diamètre. Le cytoplasme des cellules « adipo-granuleuses » renferme également petits grains de glycogène décelables par le carmin de Best ou les réactions de Hotchkiss e Bauer (ils disparaissent après digestion salivaire). Dans la proximité du noyau, le cytoplasme éversement basophile et renferme des ribonucléines pyroninophiles. Les mitochondries sont très d ntes et punctiformes ; le noyau est relativement petit par rapport à la taille de la cellule (3, 9 µ de diamètre pour des cellules pouvant atteindre jusqu'à 25 µ de long) et possède une chroe assez dense disposée en fines mottes. On trouve le plus souvent deux nucléoles de 1 à 1,5 µ ment pyroninophiles et riches en R.N.P. Les activités enzymatiques décelables histochimique sont faibles pendant la période de croissance et localisées dans le cytoplasme basophile voisin oyau (faible activité phosphatasique alcaline et acide, lipasique). Elles sont plus intenses pendant métogenèse.

Les cellules « adipo-granuleuses » pendant l'état maximum de réplétion forment des masses accolées les unes aux autres ce qui avait fait croire autrefois qu'il s'agissait d'un syncytium (voir la discussion *in* List, 1902) (fig. 6).

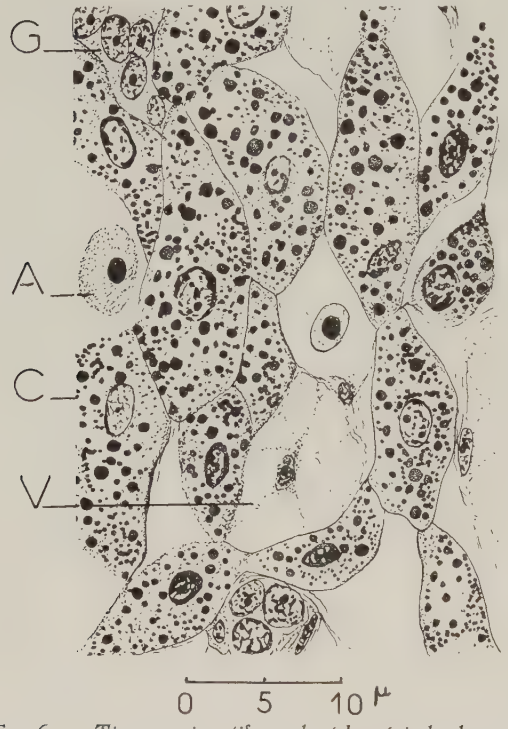


Fig. 6. — *Tissu conjonctif pendant la période de repos sexuel.* A : amoebocyte. C : cellule « adipo-granuleuse ». G : gonies. V : vésicule de Langer.

Entre ces travées cellulaires se trouvent des lacunes où l'on rencontre des amoebocytes ou des cellules vésiculeuses nommées vésicules de Langer ou cellules de Leydig (fig. 6) qui renferment du glycogène. Ce constituant paraît être plus abondant au début du stade 0 que pendant la période de réplétion maximum des cellules adipo-granuleuses.

Il y a peu de variations dans la morphologie du stade 0 (à Eyrac) entre *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis*. Signalons toutefois que chez *M. galloprovincialis* les cellules adipo-granuleuses ont une forme légèrement différente (comme le signale List, 1902) ; elles sont plus rondes et leurs extrémités sont effilées. Enfin, elles sont moins tassées entre elles que chez *M. edulis*.

Aspect macroscopique du « stade 0 ».

Ce stade de repos sexuel se reconnaît macroscopiquement par l'allure du manteau qui est très épais (2 à 4 mm) chez les moules de 2 à 3 ans, de couleur ivoire ou orangée et surtout d'allure très homogène, le fin réseau dessiné par les follicules ayant disparu. La durée de ce stade varie considérablement suivant les stations ; elle est plus courte pour les stations océaniques.

b) *Stade I (de Chipperfield) : multiplication des gonies.*

Nous avons vu que le premier stade de l'évolution sexuelle de *Mytilus edulis* était caractérisé, selon Chipperfield, par un état macroscopique déterminé. La couleur du manteau est toujours jaune ivoire mais on commence à apercevoir un fin réseau dessiné par les follicules. Il était légitime d'apporter à ces images macroscopiques des précisions d'ordre histologique.

Animaux nés dans l'année.

Le stade I correspond chez ces derniers au début du cycle sexuel primaire. Le manteau est envahi par de nombreux follicules qui résultent de la multiplication des gonies que nous avons étudiée précédemment. Les extrémités de ces follicules sont toujours bourrées de cellules en mitoses (zones d'accroissement) et nous retrouvons, le long des parois, des « cellules-mères » des gonies, des formations syncytiales nécrotiques, des spermatogonies ou des oogonies. Ces cellules sont le plus souvent en cours de mitose et lors de la phase terminale de ce stade on rencontre, suivant les sexes et dans les follicules les plus avancés, quelques spermatocytes ou oocytes.

Cette phase de « multiplication des gonies » se déroule à des dates variables suivant les stations, le premier cycle sexuel étant beaucoup plus précoce chez les animaux des stations océaniques.

imaux âgés de deux ans et plus.

Ces animaux subissent un arrêt des phénomènes sexuels pendant les mois d'été. Vers la fin mois d'août (Eyrac-baie de l'Aiguillon) ou plus précocement pour les stations océaniques, les

. — *Multiplication des gonies (stade I) chez* Mytilus edulis L. a) *femelles.* b) *mâles* (fixation au liquide de Flemming, réaction nucléale de Feulgen, coloration du fond par le picro-indigo-carmin). C : cellules adipo-granuleuses M : spermatogonies ou oogonies en mitose. N : « amas » nécrotique. C : « cellules-mères » des gonies. Og : oogonies. Sg : spermatogonies.

éléments germinaux qui étaient au repos pendant le stade 0 vont entrer à nouveau en activité. Nous verrons ultérieurement (voir stade III D) que des processus cytologiques ayant lieu à la fin de la dernière émission de gamètes provoquent le tassement, dans certaines zones folliculaires, des éléments germinaux. Ces éléments sexuels au repos sont des « cellules-mères » des gonies, des gonies primaires et des spermatogonies ou oogonies provenant de la différenciation des éléments précédents, et caractérisées par une taille très réduite et un matériel chromatinien tassé et très colorable. Ces éléments sont par ailleurs peu nombreux.

Evolution chez les femelles.

Les oogonies de « petite taille » effectuent une croissance qui les amènera à la taille de 7 à 9 µ ; le diamètre nucléaire augmente corrélativement (5 à 7 µ). Cette croissance s'accompagne de changements dans la morphologie nucléaire, le nucléole grossit et la chromatine, qui était très dense, se disperse en un fin reticulum. Ces cellules entrent alors en mitose et l'on rencontre des cellules formées qui restent toutefois enracinées sur la paroi. Le diamètre des follicules augmente considérablement. Ces oogonies peuvent provoquer des « hernies » qui sont l'amorce de nouvelles ramifications folliculaires. La partie terminale des follicules renferme également quelques « cellules-mères » des oogonies et des oogonies primaires. Certains de ces éléments germinaux entrent en activité et donnent naissance à des gonies. Cette activité est vraisemblablement à l'origine de l'extension distale (ou latérale) du réseau folliculaire entre les éléments conjonctifs. Le manteau a, en effet, subi une croissance importante pendant les mois d'été, la taille des moules passant (Eyrac) de 43 mm en mai à 47 en septembre.

Le réseau folliculaire est alors macroscopiquement visible et les sections montrent la présence d'éléments germinaux à différents stades d'évolution (fig. 7_a) : « cellules-mères », oogonies primaires, oogonies en mitoses, oogonies terminales et dans les follicules les plus avancés quelques oocytes en « prévitellogenèse ». Enfin, surtout dans les zones d'accroissement, on remarque la présence de « formations nécrotiques syncytiales ».

Evolution chez les mâles.

Les modalités des phénomènes ressemblent à ce qui vient d'être décrit, toutefois la croissance des gonies s'accompagne de changements dans la morphologie nucléaire. L'évolution nucléolaire est comparable à celle que décrit KOBAYASHI (1954) chez *Ostrea laperousei*. On assiste en effet à un accroissement suivi d'une division du nucléole de la spermatogonie lorsque le noyau atteint 4 à 5 µ. On retrouve donc chez ces cellules l'amphinucléolie précédemment décrite, ce qui permet de distinguer spermatogonie et oogonie (un seul nucléole). Par ailleurs le noyau des spermatogonies renferme toujours une chromatine plus dense que celui des oogonies (fig. 7_b).

Pendant le stade de différenciation et de multiplication des oogonies ou des spermatogonies le tissu conjonctif ne subit pas de remaniements. Toutefois il semble que le cytoplasme des cellules « adipo-granuleuses » s'enrichisse légèrement en glycogène. Enfin, ce constituant devient très abondant dans les vésicules de Langer.

Nous verrons ultérieurement (chapitre III) que ce stade est caractérisé par un enrichissement en glycogène et en protides.

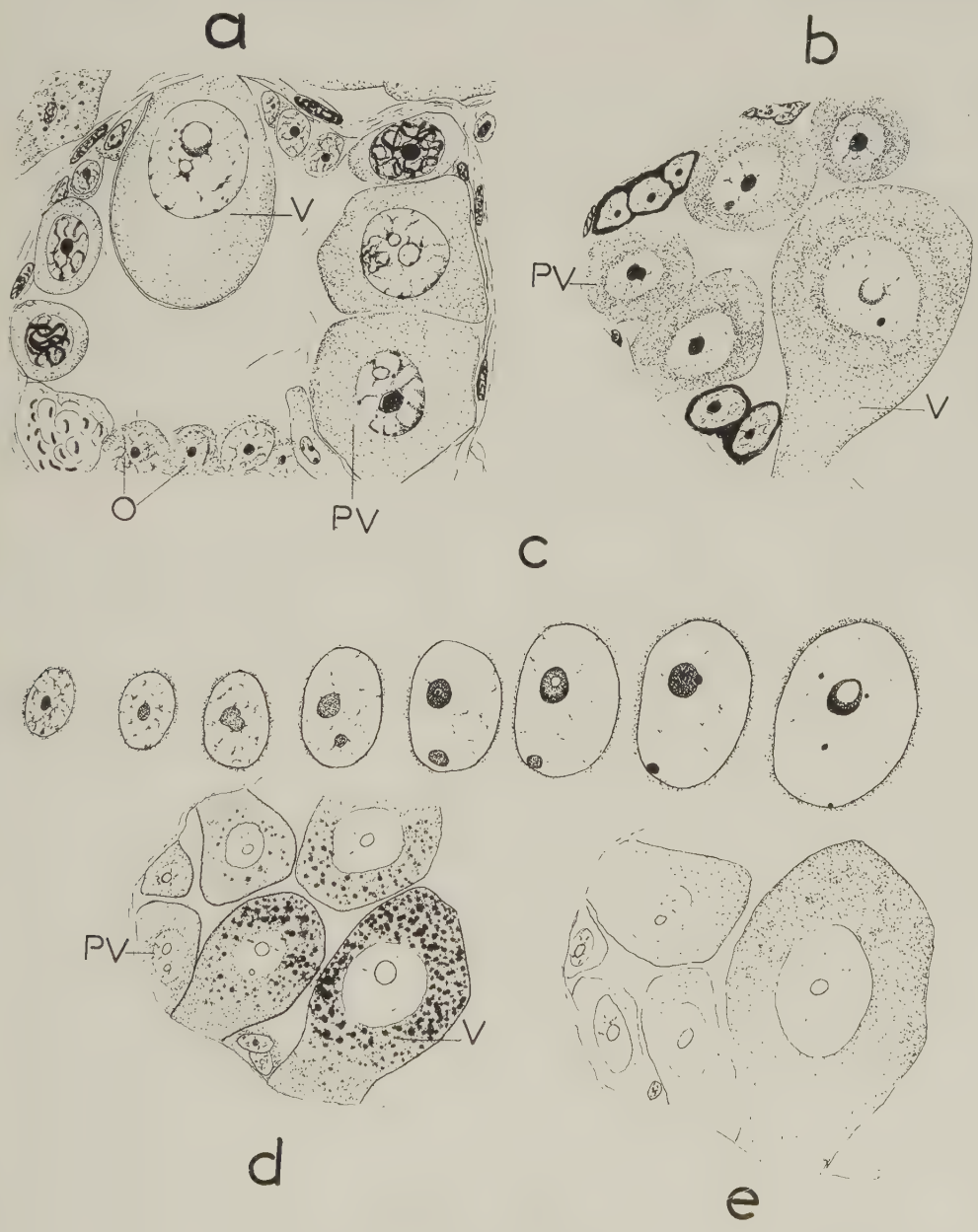
Le stade I semble donc être valable au point de vue histologique et correspond statistiquement à la phase de l'évolution génitale où dominent les oogonies ou les spermatogonies (accroissement, multiplication, genèse des gonies « terminales »).

c) *Stade II : oogenèse et spermatogenèse* (fig. 8 à 11).

L'aspect du manteau devient caractéristique. Le dessin des follicules est apparent et la couleur, propre à chaque sexe (femelles, rose saumon — mâles, blanc-jaunâtre) apparaît vers la fin de ce stade.

genèse (fig. 8 et 9).

Les oogonies, qui se trouvent le long de la paroi conjonctive des follicules, entrent pour la part en méiose. Toutefois il subsiste des oogonies à l'état de repos ainsi que des gonies qui



. — *Oogenèse chez* Mytilus edulis L. a) *début du stade II* (Feulgen, picro-indigo-carmin). b) *évolution des bonucléines au cours de l'oogenèse* (Pappeheim-Unna). c) *évolution nucléolaire*. d) *formation des goutelettes lipi-ques*. e) *formation des granules glucidiques* (poly-saccharides — réaction de Hotchkiss). O : oogonie. PV : ocyte pendant la période de prévitellogenèse. V : oocytes en cours de vitellogenèse.

n'ont pas terminé leur accroissement. Le départ de l'oogenèse semble inhiber cette transformation. Il reste donc un stock important de cellules sexuelles de réserve susceptible d'évoluer ultérieurement (« cellules-mères », oogonies primaires, oogonies).

Les oocytes augmentent régulièrement de volume. Cet accroissement peut être divisé en deux étapes dont les caractéristiques cytologiques et histochimiques sont bien différentes : la prévitellogenèse et la vitellogenèse. Ces deux phases peuvent d'ailleurs coexister dans les follicules de la gonade les oocytes n'étant pas tous au même stade d'évolution.

Prévitellogenèse.

Le stade leptotène de la prophase hétérotypique est aisément reconnaissable et lorsque les chromosomes commencent à s'estomper, l'accroissement de l'oocyte commence. Cet accroissement est lent pendant la période de prévitellogenèse.

Les cellules ont alors de 10 à 22 μ de diamètre. A mesure que la cellule grandit, le cytoplasme s'enrichit en R.N.P. (réaction très basophile du cytoplasme et réaction de Brachet caractéristique). Bolognari (1957[a], p. 243) confirme ces résultats et insiste sur l'importance de ce phénomène.

Le cytoplasme est riche en mitochondries punctiformes et l'appareil de Golgi est alors représenté par quelques grains noirs de 1 à 1,5 μ prenant fortement l'acide osmique ou l'argent (Da Fano). On ne trouve pas encore de substances de réserve dans le cytoplasme.

Noyau. — Il subit une évolution caractéristique. Les chromosomes s'estompent et la chromatine forme de fins trabécules qui confèrent aux sections une allure réticulée (fig. 8_a). La chromatine se rassemble en granulations qui émigrent soit vers la périphérie, près de la membrane nucléaire, soit au voisinage du nucléole sur lequel elles peuvent s'accoler.

L'évolution nucléolaire est très complexe et assez difficile à préciser.

Le nucléole subit un accroissement important et lorsque la taille de la cellule atteint 20 à 22 μ de diamètre (le diamètre du noyau mesure en moyenne 12 μ), on assiste le plus souvent à une division du nucléole. On trouve alors de nombreux oocytes renfermant deux nucléoles de 4 à 6 μ de diamètre. Cette division nucléolaire peut, dans certains cas, être plus tardive et se situer au début de la phase de vitellogenèse. Enfin certains oocytes ne possèdent qu'un seul nucléole.

Toutefois, ce qui est général, quel que soit le comportement du nucléole, c'est l'enrichissement progressif du nucléole en D.N.A. depuis le début de cette phase de prévitellogenèse. Il semble aller de pair avec l'enrichissement du cytoplasme en D.N.A. Pendant cette phase d'accroissement le nucléole prend intensément la pyronine (disparition de la coloration après l'hydrolyse chlorhydrique suivant Vendrely). Sa structure apparaît très compacte, mais l'examen au microscope à contraste de phases révèle la présence d'un grain très réfringent occupant une position centrale (fig. 8_c et 9).

Lorsqu'un nucléole s'est divisé, l'un des deux nucléoles paraît dégénérer car nous ne trouverons dans les étapes suivantes qu'un seul nucléole de grande taille. Les deux nucléoles se séparent et la taille de l'un d'entre eux devient plus importante. Celle du second n'augmente pas et ce nucléole émigre vers la périphérie nucléaire. On rencontre souvent, le long de la paroi nucléaire, des masses pyroninophiles. Elles pourraient provenir de la désintégration de ce nucléole.

Il se pourrait alors que ces ribonucléines émigrent dans le cytoplasme périnucléaire, contribuant ainsi à son enrichissement en D.N.A. Nous retrouverons ultérieurement un processus identique d'émission de D.N.A. par le nucléole.

Vitellogenèse (fig. 8).

La croissance de l'oocyte devient alors très importante et se traduit par l'accumulation dans le cytoplasme de plaquettes vitellines protidiques (fortement acidophiles), de gouttelettes de chromolipides et de granulations mucopolysaccharidiques.

L'évolution du chondriome est très difficile à suivre car les grains de sécrétion prennent fortement les colorants : fuchsine d'Altmann ou hématoxyline de Regaud. Les mitochondries sont punc-

mes et très nombreuses. Elles semblent très dispersées à la fin de la vitellogenèse et réparties vers ériphérie. Les corps de Golgi sont très nombreux. Lors de l'apparition des premiers grains de étion ils sont écartés de la proximité du noyau et se trouvent répartis dans le cytoplasme sous e de petites sphérules de 1 à 2 µ. A la fin de la vitellogenèse on rencontre soit des granulations iennes (parfois en amas), soit des formations ayant l'aspect de dictyosomes.

La vitellogenèse débute par l'apparition de gouttelettes lipidiques et de grains de sécrétion dans gion du cytoplasme comprise entre le noyau et la paroi folliculaire (l'oocyte est alors largement ciné). Il n'y a pas de cellules folliculaires et les métabolites qui permettront la vitellogenèse iennent de l'extérieur du follicule (lacunes sanguines).

On assiste alors à l'envahissement du cypoplasme par les produits de réserve. La forme de yte change, il devient elliptique et fait largement saillie dans la lumière du follicule. Ainsi raît une zone pédonculaire qui enracine l'oocyte sur la paroi conjonctive (fig. 8_a).

Les inclusions lipidiques deviennent très abondantes et confèrent *in vivo* une couleur jaune-gée aux oocytes. Il s'agit de chromolipides qui semblent identiques à ceux des cellules « adipo-uleuses » du tissu conjonctif.

Je n'ai jamais pu mettre en évidence de glycogène mais vers la fin de l'accroissement appa-ent de très petits grains de mucopolysaccharides colorables au P.A.S. et qui ne disparaissent près l'épreuve à la salive.

Ces formations seraient identiques aux granules (α) trouvés chez les œufs d'invertébrés marins particulier des lamellibranches par Dalcq, Pasteels et Mulnard (1956, 1957). Ces grains de polysaccharides présentent, chez l'œuf de *Mytilus* fraîchement émis, une belle métachromasie le bleu de toluidine à la concentration de 1/30 000e. Ces auteurs ont montré qu'au moment de nouissement de l'aster spermatique et à la prophase des divisions ultérieures, se constituaient ouveau granules (β) plus volumineux et qu'il existait une forte activité phosphatasique acide veau de ces deux catégories de granules. Ces granules seraient liés à des systèmes respiratoires.

Il se forme également dans le cytoplasme de nombreuses plaquettes vitellines (très fortement inophiles). Leur apparition coïncide avec la diminution du cytoplasme en ribonucléines. *Nous vu qu'au cours de la prévitellogenèse ce constituant était très abondant. Il va diminuer cons-ent au cours de la vitellogenèse au fur et à mesure que le cytoplasme s'enrichit en inclusions.*

Je n'ai pu en déceler à la fin de la vitellogenèse. Notons d'autre part que les ribonucléines ent toujours diffuses et ne forment jamais d'amas dans le cytoplasme.

L'accroissement des oocytes modifie leur forme. *Au stade de la prévitellogenèse, nous avions e à des cellules fortement enracinées sur la paroi conjonctive du follicule.* La cellule s'allonge ndiculairement à la paroi et fait fortement saillie dans la lumière du follicule. Le noyau émigre e centre, l'oocyte est attaché à la paroi par un pédoncule. Les oocytes qui ont terminé leur ssement sont fortement imbriqués les uns contre les autres et ont des contours polygonaux. t alors complètement obstrué la lumière du follicule.

Une membrane de nature polysaccharidique (chorion) devient visible à la fin de la période roissement ; son épaisseur peut atteindre 1 µ. Elle semble formée, examinée au microscope à aste de phases, de lamelles juxtaposées perpendiculairement à la surface de l'oocyte.

Noyau (*vésicule germinative*). — Pendant la durée de la vitellogenèse le noyau subit une ance importante et lorsque l'accroissement est terminé il mesure 30 µ pour une cellule de 70 µ us grand diamètre. La chromatine s'estompe et devient de moins en moins colorable à mesure noyau grandit.

L'évolution nucléolaire est très intéressante. Nous avons vu précédemment au cours de la llogenèse, que le nucléole se chargeait en ribonucléines et pouvait se diviser. L'un de ces les paraît dégénérer. Il conserve sa taille de 4 à 5 µ sans s'accroître puis émigre à la périphérie dissocie alors en amas de R.N.P. Cette substance paraît diffuser dans le cytoplasme péri-ire. L'autre nucléole grandit considérablement et prend alors une allure assez particulière. stingue une zone plus sombre formant un croissant polaire et une zone plus claire, centrale,

d'allure vésiculeuse. Cette vacuole croît mais, à ses débuts, elle présente en son centre un granule plus réfringent. Bolognari (1957) a étudié l'évolution nucléolaire chez *Mytilus galloprovincialis*. Il a montré que le nucléole principal renfermait un grain Feulgen positif inclus dans une vacuole. Ce grain disparaîtrait et, corrélativement, le diamètre de la vacuole s'accroîtrait (fig. 8_c). Le contenu de cette vacuole passerait dans le caryoplasme et donnerait naissance à un très petit nucléole qui se détacherait et irait s'accoler contre la membrane nucléaire. Après cette évolution le granule Feulgen positif réapparaîtrait dans le nucléole principal.

Ces observations confirmeraient celles de Mulnard (1956) qui a découvert chez les Diptères des granulations identiques (Feulgen positif) dans les nucléoles des cellules géantes des glandes salivaires et des tubes de Malpighi. Cet auteur émet l'hypothèse d'une synthèse du D.N.A. par le nucléole et de son intervention dans la « nucléinisation » des chromosomes.

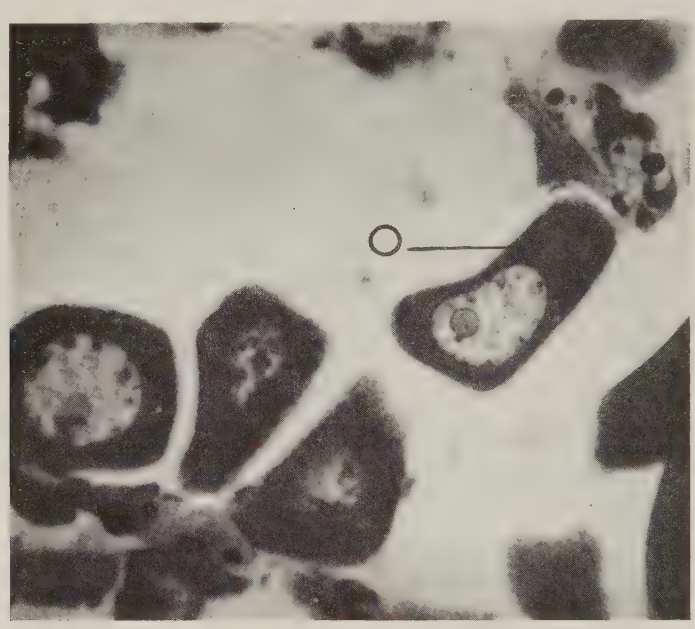


Fig. 9. — *Emission d'un nucléole accessoire chez* Mytilus edulis L. On remarquera (oocyte O) la présence d'un grain réfringent dans le nucléole principal et l'émission d'un nucléole accessoire (fixation par les vapeurs osmiques ; observation, après coupe, au microscope à contraste de phase).

Je n'ai pu observer complètement le cycle décrit par Bolognari mais j'ai constaté la présence d'un grain Feulgen positif dans certains nucléoles ainsi que dans d'autres la présence de vacuoles (contraste de phases). J'ai noté la présence de petits nucléoles secondaires collés sur la membrane nucléaire. La réaction de ces nucléoles est parfois Feulgen positive mais le plus souvent Feulgen négative, ces derniers étant riches en R.N.P.

Il est difficile de préciser les séquences de ce cycle nucléolaire. Des oocytes de tailles comparables présentent des nucléoles à différents stades d'évolution. Les uns sont de structure homogène et riches en R.N.P., les autres renferment une grande vacuole ou une vacuole réduite présentant en son centre un grain plus réfringent. Enfin, il est fréquent d'observer, dans ce dernier cas, la présence d'une sphérule d'allure nucléolaire accolée au nucléole principal (fig. 9). Ce nucléole « satellite » paraît se détacher et émigrer vers la périphérie. On en rencontre accolés à la membrane nucléaire

Ces images cytologiques permettraient de penser que le nucléole principal émet périodiquement des nucléoles accessoires qui disparaissent très rapidement à la périphérie. Cette migration permettrait vraisemblablement l'enrichissement du cytoplasme périnucléaire en R.N.P. Il y aurait donc au cours de la vitellogenèse un cycle complexe des ribonucléines avec des périodes d'accumulation nucléolaire puis d'évacuation. Après l'émission de chaque nucléole, la vacuole intranucléolaire est très

te et son grain réfringent central (Feulgen positif) bien visible au microscope à contraste de ses. Lorsque la taille de cette vacuole augmente, le grain semble disparaître. La formation du léole accessoire semble être simultanée avec la disparition de cette vacuole. Enfin, à la fin de la ssance des oocytes la vacuole semble renfermer plusieurs grains achromatiques.

La phase terminale de l'accroissement de l'oocyte est caractérisée par un nucléole volumineux. résente une importante vacuole et la substance nucléolaire forme un croissant périphérique qui nd fortement les colorants ; la teneur en R.N.P. diminue très fortement. Cette structure n'est un artefact car elle est contrôlable au microscope à contraste de phases. Ajoutons que le léole principal possède pendant la période de prévitellogenèse et de vitellogenèse une forte activité ymatique décelable histochimiquement (phosphatasique alcaline et acide). Elle semble presque plètement disparaître à la fin de la vitellogenèse quand le nucléole renferme une importante uole.

En résumé, l'évolution nucléolaire nous a montré les faits suivants :

1° Le nucléole grandit au cours de la croissance de l'oocyte ; il peut parfois se diviser. On ste alors à la dégénérescence de l'un d'eux et à la croissance de l'autre (nucléole principal).

2° Les ribonucléoprotéines se rencontrent également chez ces deux nucléoles. L'évolution de la centration des R.N.P. du nucléole principal est parallèle, comme le signale Bolognari, à celle du plasme. Le maximum de concentration est atteint à la fin de la période de prévitellogenèse, le mum à la fin de la période de vitellogenèse. La diminution de ces substances va donc de pair avec nthèse du vitellus.

3° Il existe dans le nucléole principal un grain Feulgen positif qui semble disparaître puis paraître. La vacuole qui englobe ce grain grandit corrélativement et serait, d'après Bolognari, rigine de la formation des nucléoles accessoires qui se détachent du nucléole principal.

Je n'ai pu retrouver chez *Mytilus edulis* ni chez *M. galloprovincialis* L. [1] l'évolution nucléo- décrite par Kobayashi (1953) au cours de l'oogenèse de *Ostrea laperousei* Schenk. Cet ur a mis en évidence, chez plusieurs espèces de lamellibranches, la présence de deux nucléoles éfringence différente et qui sont séparés dans l'œuf mûr.

L'un de ces nucléoles (P ou plasmosome) est riche en ribonucléines, l'autre (K ou caryosome) erme du D.N.A. (Feulgen positif). Dans l'oogonie d'*Ostrea laperousei* il n'y a qu'un seul éole pendant la prévitellogenèse, mais lorsque la taille de la cellule atteint 29,5 µ, ce nucléole pare en deux : les nucléoles K (3,7 µ) et P (1,8 µ).

Le nucléole P devient le plus important mais si le nucléole K subsiste, sa taille n'atteint jamais de P. Quand les deux nucléoles se séparent clairement, la forme de l'œuf deviendrait alors, rès Kobayashi, plus courte et globuleuse et l'oocyte serait mature et quiescent. Enfin, cet auteur le que dans quelques cas le nucléole K renfermerait du D.N.A.

Chez *Mytilus* l'étude précédente montre que les phénomènes nucléaires ne sont pas identiques. on assiste souvent à une division du nucléole (à la fin de la période de prévitellogenèse), les nucléoles ainsi formés contiennent tous deux des ribonucléines. Rappelons que le nucléole ipal (assimilable au nucléole P) renferme un grain Feulgen [2] positif et qu'il arrive que les oles accessoires émis soient quelquefois Feulgen positif. Mais dans l'oocyte mûr je n'ai jamais ontré la coexistence des deux nucléoles K et P signalés par Kobayashi chez *Ostrea laperousei*.

matogenèse (fig. 10).

Les spermatogonies forment dans les acini gonadiques une à deux assises périphériques. Elles nt en méiose et l'on peut repérer tous les stades de la spermatogenèse qui sont stratifiés en s successives .

---

1) Depuis la rédaction de ce mémoire j'ai eu l'occasion d'observer dans l'oocyte de *Mytilus minima* Poli la présence ucléole principal riche en R.N.P., pyroninophile et d'un nucléole plus petit colorable au vert de méthyle, Feulgen et renfermant du D.N.A.

2) Certains auteurs ont décrit la nucléole principal un filament nucléolaire Feulgen positif (Estabie et Sotelo 1954, NARI 1956-57 ; *Haliotis lamellosa, Aplysia depilans*).

Les spermatocytes de premier ordre sont identifiables grâce aux images nucléaires caractéristiques de la mitose hétérotypique ; ils ont une taille de 7 à 8 µ. Le cytoplasme et le noyau révèlent une forte activité enzymatique décelable histochimiquement (phosphatasique alcaline et acide, lipasique). Le cytoplasme des spermatocytes I renferme moins de ribonucléines que celui des spermatogonies ; il possède de nombreuses mitochondries punctiformes et de nombreux grains golgiens de très petite taille, le plus souvent accolés au noyau.

Les spermatocytes II sont beaucoup plus petits et ont un diamètre cellulaire de 3 à 4 µ et nucléaire de 2,5 à 3 µ. Le cytoplasme est très peu abondant et les mitochondries se groupent en amas sphériques (15 à 18 amas). Les grains golgiens deviennent très apparents (contraste de phases) ; on peut alors distinguer deux dictyosomes.

FIG. 10. — *Modalités de la spermatogenèse chez* Mytilus edulis L. a) *début du stade II* (fixation au liquide de Carnoy, réaction nucléale de Feulgen). N : amas nécrotique. Sg : spermatogonies. Spc : spermatocytes. St : spermatides. b) *évolution des mitochondries et du dictyosome* (frottis fixés par les vapeurs osmiques et colorés par la fuchsine d'Altmann). d : dictyosome. m : mitochondries. St : spermatides. Spc : spermatocyte. Sz : spermatozoïde.

Spermiogenèse (fig. 10_b).

Les modalités de la spermiogenèse ont été étudiées chez *Mytilus edulis* (observations au microscope à contraste de phases) par FRAZEN (1956). Je ne ferai que confirmer les observations de cet auteur.

Les spermatides sont des cellules de 2,5 à 3,5 µ de diamètre très pauvres en cytoplasme qui a complètement perdu ses affinités pour la pyronine. Le chondriome est constitué par 6 à 8 amas sphériques visibles au microscope à contraste de phases et colorables sur frottis fixés à l'acide osmique par la fuchsine d'Altmann. L'appareil de Golgi est représenté par un dictyosome. Les étapes de la transformation de la spermatide en spermatogonie sont les suivantes :

a) les mitochondries se rassemblent à un pôle de la cellule alors que le dictyosome émigre latéralement vers le pôle opposé.

b) quatre grains mitochondriaux se rapprochent à un pôle ; c'est dans cette zone que naît le flagelle. Deux grains mitochondriaux (fig. 10_b) (non signalés par FRAZEN) émigrent latéralement et ont tendance à s'aplatir et, enfin, le dictyosome occupe alors une position diamétralement opposée par

port au groupe des quatre amas mitochondriaux. Le dictyosome devient peu distinct et semble réter latéralement deux grains fortement colorables par la fuchsine d'Altmann. L'acrosome du rmatozoïde s'individualise alors sous la forme d'un prolongement cylindrique. A sa base se trou- t les deux grains mentionnés ci-dessus. L'acrosome semble être pourvu d'un très fin canal dans te sa longueur. La chromatine du noyau se condense dans une masse qui prend très fortement les prants (hématoxyline, Feulgen). Le spermatozoïde fonctionnel possède un flagelle de 30 à 35 μ long, il mesure 4 à 5 μ de long. La plaque intermédiaire est constituée par deux grains très réfrin- ts formés par la fusion par paire des quatre grains mitochondriaux. L'examen au microscope à traste de phases permet de déceler l'existence d'un grain centrosomien de forme aplatie.

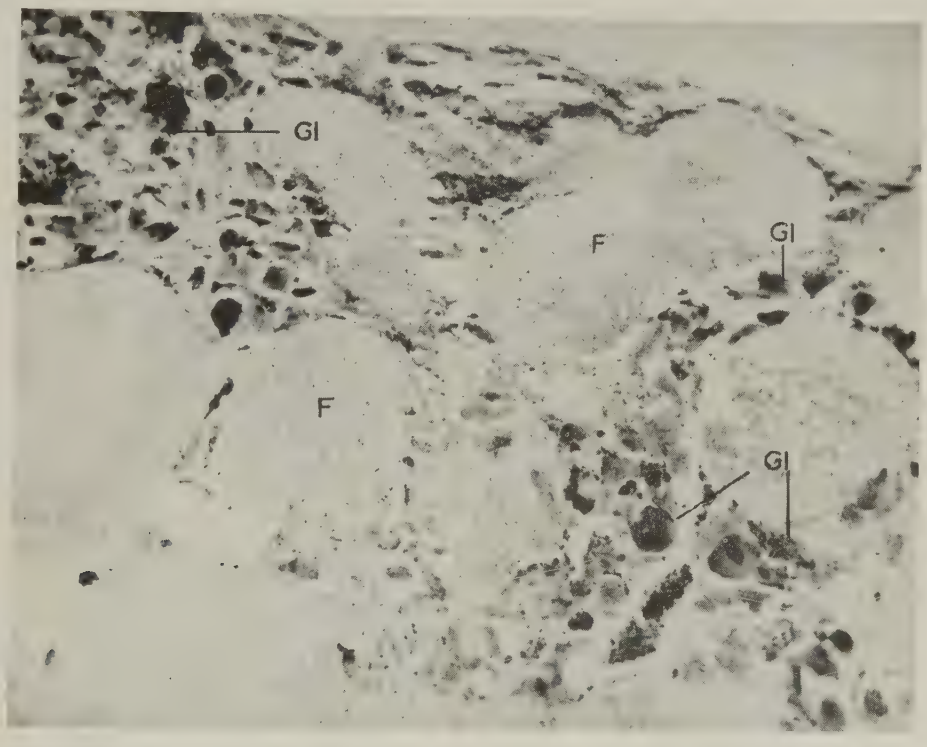


FIG. 11. — *Tissu conjonctif à la fin du stade II* (Mytilus edulis L.*mâle*). Les flaques noirâtres sont constitutées par le glycogène contenu dans les vésicules de Langer (fixation par le liquide de Gendre, réaction de Bauer). F : follicules de la gonade (spermatocytes, spermatides). Gl : glycogène.

aniements du tissu conjonctif pendant le stade II.

Le tissu conjonctif est le siège, pendant la durée du stade II, de remaniements profonds. Les les « adipo-granuleuses » diminuent de volume et se tassent au fur et à mesure que le diamètre o'licules augmente. Le nombre des globules lipidiques décroît tandis que de nombreux grains de ɔçène apparaissent dans le cytoplasme. Par ailleurs, les vésicules de Langer deviennent très s en glycogène (fig. 11).

Les activités enzymatiques décelables histochimiquement sont beaucoup plus intenses que pen- les stades 0 et I. On peut détecter dans les cellules adipo-granuleuses une forte activité phos- nsique (alcaline et acide) et lipasique. Les oogonies, les oocytes (au stade de la prévitellogenèse), permatogonies, les spermatocytes, les spermatides possèdent une forte activité phosphatasique e et alcaline) et une activité lipasique plus faible.

d) *Stade III : période de reproduction.*

Les stades III sont caractérisés par la proximité ou l'acquisition de la maturité sexuelle. J'y inclurai les « *recently spent stages* » de CHIPPERFIELD.

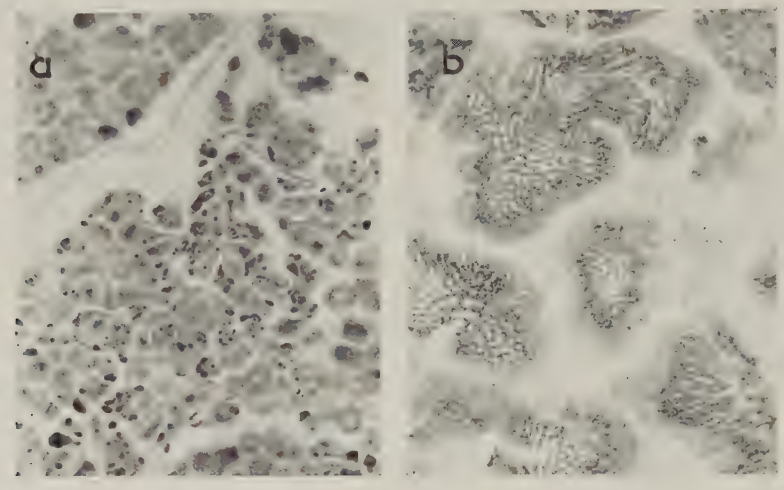


FIG. 12. — *Stade III A 1.* a) *microphotographie d'une coupe de gonade femelle de* Mytilus edulis L. (fixation au liquide de Carnoy II, coloration par le vert de méthyle-pyronine). On remarquera qu'il existe encore des oocytes qui n'ont pas terminé leur accroissement. b) *microphotographie d'une coupe de gonade mâle* (fixation par le liquide de Nawaschin, réaction nucléale de Feulgen).

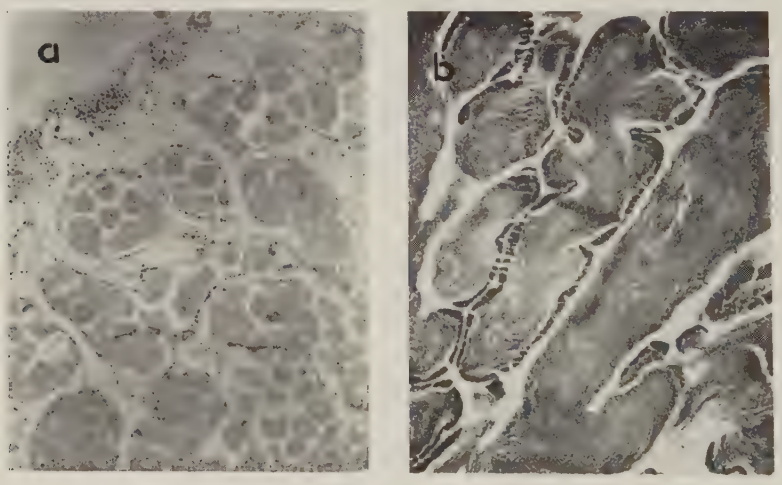


FIG. 13. — *Stade III A 2.* a) *microphotographie d'une coupe de gonade femelle de* Mytilus edulis L. (fixation par le liquide de Regaud, réaction nucléale de Feulgen). On remarquera la forme sphérique des oocytes ainsi que la présence d'oogonies sur le bord des follicules. b) *microphotographie d'une coupe de gonade mâle de* Mytilus edulis L. *commençant à éjaculer* (fixation par le liquide de Nawaschin, réaction nucléale de Feulgen.

J'ai été amené à diviser le stade III en différents sous-stades qui correspondent à des étapes distinctes au point de vue morphologique, cytologique et physiologique.

Les caractéristiques macroscopiques de ces étapes seront précisées ultérieurement avant l'étude émission des gamètes. Je me contenterai de donner ici la séquence de ces stades et de préciser s modalités au point de vue cytologique.

le III A1.

Ce stade est presque impossible à distinguer macroscopiquement de la fin du stade II mais il caractérisé histologiquement par la présence de gamètes près de la maturité ou mûrs et de ètes moins avancés.

Nous verrons que l'animal est alors réfractaire aux stimuli qui déclenchent la ponte ou l'éjacu- n bien que la gonade contienne un certain nombre de gamètes mûrs.

Mâles (fig. 12_a).

Les follicules renferment de nombreux spermatozoïdes mûrs. Les gamètes sont mobiles dans de mer (après dissociation de la gonade) et susceptibles de féconder des oocytes fraîchement lus (larves viables). *Toutefois les acini gonadiques possèdent encore une forte proportion de natides, de spermatocytes I et II* et de spermatogonies.

Les mitoses sont encore nombreuses et on peut se demander dans quelle mesure ces phénomènes éaires n'inhiberaient pas l'émission des spermatozoïdes. Ces derniers sont disposés en travées nnantes, les flagelles étant dirigés vers l'axe central du follicule.

Femelles (fig. 12_b).

Chez les femelles, beaucoup d'oocytes ont terminé leur accroissement et atteignent alors 60 à de longueur. Mais il existe encore de nombreux oocytes en cours de vitellogenèse : les cellules fortement tassées (contours polygonaux).

Les vésicules germinatives sont très apparentes et mesurent 25 à 30 µ chez les oocytes près de aturité. Examinées sur coupes, leurs sections sont très claires, la chromatine a presque totale- disparu et le nucléole (10 à 15 µ) présente moins d'affinités tinctoriales. La substance nucléo- s'est condensée en une calotte polaire recouvrant une volumineuse vacuole centrale.

e III A2.

Les gonades des animaux ne renferment guère plus que des gamètes susceptibles d'être émis. noules répondent alors par une ponte ou une éjaculation à certains stimuli externes qui déclen- les émissions.

Mâles.

Les follicules de la gonade ne renferment plus que quelques *amas de gonies* et une assise péri- que de *spermatogonies*. Les spermatocytes I et II sont très rares ainsi que les spermatides. mière des follicules est pleine de spermatozoïdes fonctionnels. La disposition de ces gamètes avées rayonnantes (fig. 13_a) a totalement disparu.

Femelles.

La forme des oocytes se modifie légèrement. Les contours des cellules deviennent plus réguliers de gonflement et de raccourcissement), le pédicelle a une allure plus grêle que lors du stade llent et les extrémités du chorion se rapprochent. Le nucléole se gonfle et devient indistinct, ntours de la vésicule germinative se plissotent (fig. 13_b).

L'examen d'animaux en train de pondre montre que les contours de la vésicule germinative se ssompés et que les granulations cytoplasmiques envahissent progressivement la vésicule ger- ve. Le nucléole a disparu mais la zone centrale de l'oocyte prend assez fortement le vert de lle.

Des amas de chromatine peuvent être alors mis en évidence par la coloration de Feulgen ou le e méthyle. J'ai quelquefois constaté la réapparition des chromosomes dans les oocytes des lles. On peut se demander si cela n'est pas un artefact dû à la fixation (pratiqué par le

Carnoy II). Toutefois, IWATA (1952) a également observé que l'œuf de *Mytilus* était émis au stade de la première division de maturation. D'autre part, j'ai remarqué chez de nombreux oocytes fraîchement recueillis dans de l'eau de mer stérile, la présence du premier globule polaire. Il semble donc que les chromosomes soient à nouveau visibles dans les oocytes détachés de la paroi conjonctive du follicule et chez lesquels la vésicule germinative a disparu.

Cette phase de maturation (rupture du pédicelle, éclatement de la vésicule germinative, disparition du nucléole) semble s'effectuer normalement sous l'action de certains facteurs externes sur les *Mytilus* (variations brusques de température, de salinité, de pression hydrostatique).

IWATA (1952) a montré que l'on pouvait la provoquer en appliquant à des fractions de gonades immatures (stade A 1 probablement), certains stimuli : excitation par le courant électrique (1 minute. 15 à 20 V), excitation par certains ions (K + solution de KCl M/2, NH_4 + solution NH_4OH 0,008 M). Il émet l'hypothèse que ces *stimuli artificiels agissent directement sur les oocytes par l'intermédiaire du pédoncule. Les changements ioniques produits modifieraient la perméabilité cellulaire et déclencheraient la maturation (rupture du pédicelle, éclatement de la vésicule germinative).*

Les oocytes émis ont des tailles dispersées entre 40 et 80 μ avec un maximum de fréquence compris entre 60 et 70 μ, ce mode semblant être indépendant de l'âge de l'animal.

Remarques.

1° Chez tous les animaux prêts à émettre leurs gamètes les gonies qui n'avaient pas évolué et que l'on trouvait, soit en amas le long des parois des follicules, soit dans leurs extrémités distales. semblent subir un commencement d'évolution (transformation en oogonies ou spermatogonies).

On peut également déceler la présence de nombreuses mitoses (multiplication des oogonies ou des spermatogonies). Enfin, il existe chez les femelles un certain nombre d'oocytes au stade de prévitellogenèse ou chez lesquels la vitellogenèse est en cours (fig. 14).

2° Lorsque la température des eaux est trop basse pour permettre la ponte, il arrive que la vitellogenèse continue chez les jeunes oocytes. La croissance de ces cellules va provoquer la compression des gamètes déjà formés qui ne sont pas évacués. Les oocytes mûrs prennent des formes irrégulières, les limites cellulaires s'estompent et l'on rencontre alors, dans les follicules et les gonoductes, des amas syncytiaux en voie de nécrose. Ces formations qui paraissent se lyser *in situ* ne tardent pas à disparaître.

Stade III B.

Ce sont des stades de *vidange partielle ou complète de la gonade*. Macroscopiquement, ils se distinguent aisément des stades précédents par l'allure du manteau qui devient translucide et prend une teinte orangée (émission totale). Toutefois, il peut subsister des zones de gamètes mûrs, non émis ou en voie de maturation, formant des îlots épais, orangés chez les femelles et blanc-crème chez les mâles. Enfin, chez des animaux d'apparence vide la totalité des gamètes n'est pas toujours émise. Chez les mâles il subsiste toujours le long de la paroi des follicules des spermatogonies et parfois dans certaines zones, des spermatocytes I. On discerne dans les zones distales des follicules, des gonies qui se différencient pour donner des spermatogonies et des spermatogonies en cours de multiplication (mitoses nombreuses).

Chez les femelles, un certain nombre d'oocytes de petite taille ne sont pas émis ; on peut observer sur sections, des gonies qui seront responsables de nouveaux phénomènes de gamétogenèse (fig. 14).

Stade III C.

Je désignerai sous ce nom le *stade de restauration* qui se situe entre deux émissions successives. Nous verrons ultérieurement qu'un même animal pond plusieurs fois dans le courant d'une même saison (au minimum trois fois). La rapidité de ces phénomènes semble étroitement conditionnée par la température des eaux et la quantité de nourriture capturée par l'animal. Le déroulement des phénomènes est plus rapide chez le mâle que chez les femelles.

Mâles.

Ce sont les spermatogonies qui se trouvent le long des parois folliculaires qui vont évoluer. Un ain nombre entre en méiose et nous assistons, de nouveau, au déroulement des phénomènes de rmatogenèse. Le stock de spermatogonies se renouvelle par la division de « cellules-mères » ées jusqu'ici au repos et par la multiplication des spermatogonies primaires formées par le pro- us précédent.

FIG. 14 . — *Coupe dans la gonade femelle de* Mytilus edulis L. : *stade III B* (fixation au liquide de Carnoy II, réaction nucléale de Feulgen). J : jeunes oocytes (prévitellogénèse). M : oogonies en mitose. Og : oogonies.

Femelles.

Les rares oocytes qui n'ont pas terminé leur croissance reprennent leur évolution et certains es, restés à la phase de « prévitellogenèse », caractérisés par la présence de deux nucléoles sub- , entament alors les processus de vitellogenèse. Les « gonies » se multiplient activement dans rois folliculaires (fig. 14 et 15). Comme chez les mâles, nous assistons à la division des ules-mères », à la formation de nombreuses oogonies. Les mitoses sont très nettes et à partir ogonies « terminales » ainsi formées et sans stade de repos commencent les différentes étapes ogenèse. L'examen de sections montre de jeunes oocytes à différents stades d'évolution ène, stade à deux nucléoles, prévitellogenèse).

La gonade femelle renferme donc deux catégories d'oocytes. Les plus avancés proviennent du matériel qui n'a pu évoluer lors de la période d'oogenèse précédente, les plus jeunes des phénomènes de multiplication qui ont eu lieu à la fin du stade III A2 et pendant les stades III B et C. Comme nous l'avons indiqué précédemment, la croissance des derniers oocytes formés sera inhibée par le développement des plus avancés. Il restera donc dans la gonade un matériel capable d'évoluer après la deuxième ponte et auquel viendront à nouveau s'ajouter des oogonies puis des oocytes de néo-formation. La séquence de ces phénomènes explique donc les potentialités qu'ont les moules de pouvoir pondre plusieurs fois au cours du cycle sexuel annuel.

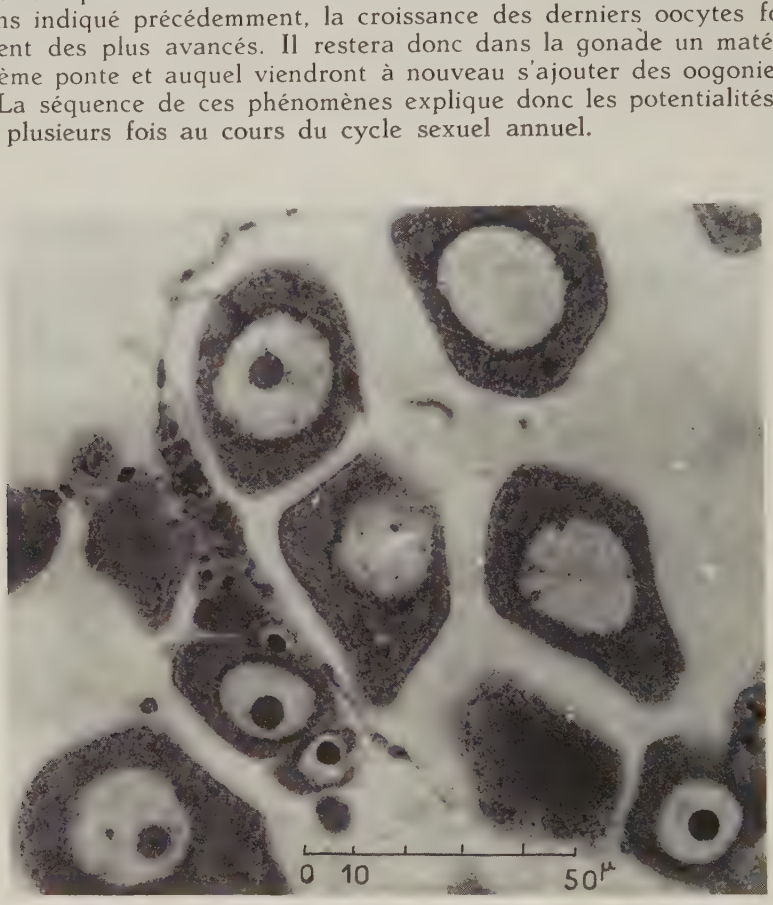


Fig. 15. — *Microphotographie d'une coupe de gonade femelle de* Mytilus edulis L. *pendant la phase de restauration de la gonade : stade III C* (fixation au liquide de Carnoy II, coloration par le vert de méthyle-pyronine).

Le stade C peut macroscopiquement se reconnaître par l'allure du manteau. Celui-ci est, au début du stade, d'aspect homogène et de couleur orangée. Son épaisseur augmente au cours de l'évolution des phénomènes de gamétogenèse. A la fin de ce stade, le dessin folliculaire réapparaît comme change, en fonction des sexes, la couleur du manteau.

Stade III D.

Les émissions les plus tardives libèrent moins de gamètes que les premières (mars-avril). Par ailleurs (voir le chapitre suivant), chaque émission est suivie d'une diminution brutale de la teneur en glucides et lipides. La resynthèse de ces substances a lieu pendant la durée du stade III C, mais elle n'atteint pas, en moyenne, les valeurs obtenues lors des cycles précédents. Il y a donc appauvrissement successif, surtout à la fin de la saison de reproduction (mai-juin).

Pendant le mois de mai ou au début de juin, suivant les individus, les stations ou les années, l'activité génitale va s'arrêter complètement. Le manteau et la masse viscérale vont être le siège d'importants phénomènes de remaniement affectant les gonades et le tissu conjonctif.

Le tissu conjonctif (fig. $16_{a,b,c}$).

Le diamètre des follicules va se réduire, ce qui a pour effet de libérer d'importants espaces erfolliculaires. Dans ces zones, apparaissent des cellules conjonctives ainsi que de nombreux oebocytes. Les cellules conjonctives sont d'abord très allongées et pauvres en cytoplasme. Le

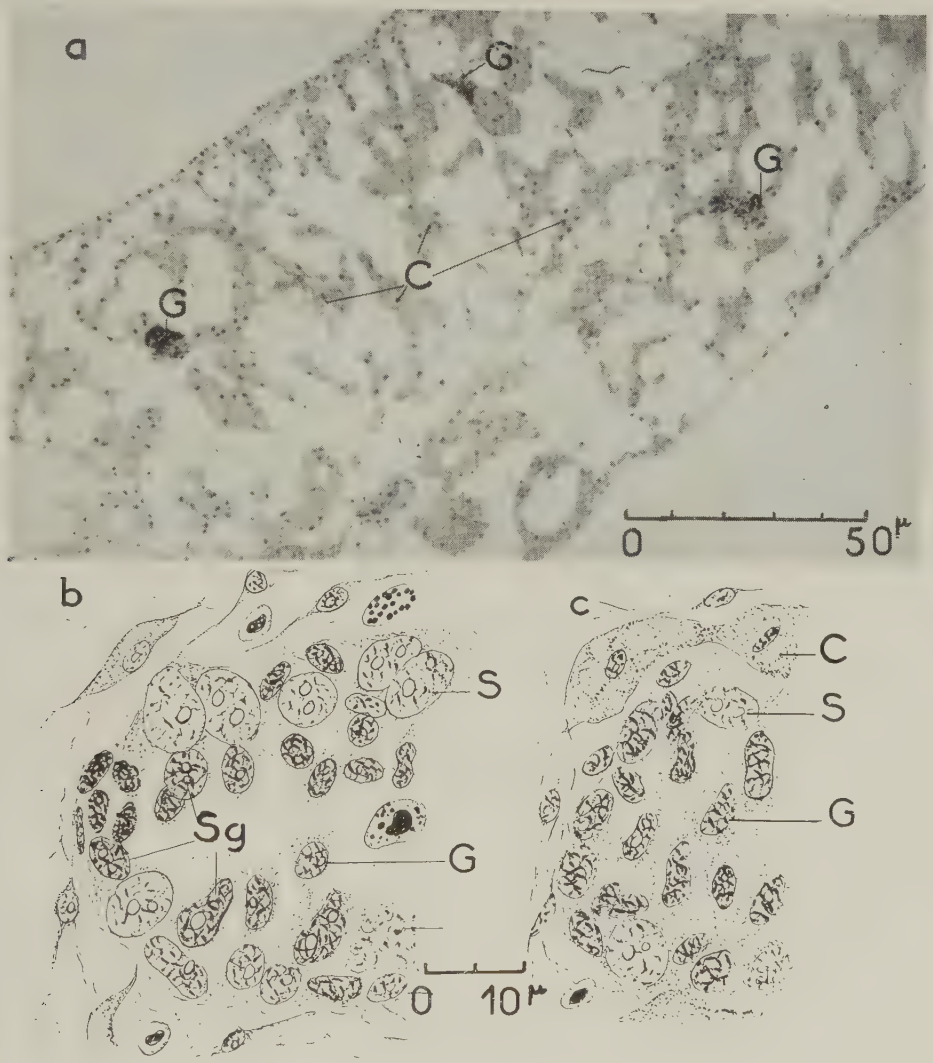


Fig. 16. — *Stade III D.* a) *fin du stade III D. Coupe dans le manteau de* Mytilus edulis L. (fixation au liquide de Carnoy, réaction nucléale de Feulgen). C : cellules adipo-granuleuses. G : amas de gonies. b) « *tassement* » *des follicules après les dernières émissions chez le mâle.* C : cellules conjonctives. G : gonies de « réserve ». S : « cellules-mères » des spermatogonies. Sg : spermatogonies. c) *stade plus avancé : les gonies de « réserve » ont envahi la lumière du follicule.* Même conventions qu'en b.

u fait largement saillie et j'ai pu mettre en évidence quelques images de mitoses. Ces éléments raient donc se multiplier. L'ensemble de ces formations constitue au début du stade III D un u à mailles très larges. Ces cellules conjonctives vont se différencier, soit en « vésicules de er », soit en cellules « adipo-granuleuses ». L'analyse des étapes de la genèse de ces formations

est rendue particulièrement délicate par l'afflux considérable de cellules sanguines. Ces dernières paraissent appartenir à trois catégories bien distinctes. Les éléments les plus nombreux sont de petites cellules au cytoplasme hyalin et pourvues d'un noyau renfermant une chromatine très tassée (4 à 5 μ). Des amoebocytes plus grands (5 à 8 μ) sont caractérisés par un cytoplasme plus abondant et bourré de granulations. Le noyau a une forme elliptique, sa chromatine prend intensément les colorants. FROUTIN (1937) désigne ces éléments sous le nom de « rundzellen » qu'il ferait dériver du premier type d'amoebocytes décrit. Enfin, il existe également en grand nombre des cellules plus allongées que les précédentes (8 à 10 μ) et de forme souvent irrégulière. Cette catégorie cellulaire pourrait n'être qu'une variété de la précédente car le cytoplasme est très riche en grains de sécrétion. On rencontre un très grand nombre de ces amoebocytes à l'intérieur des follicules après les dernières pontes ou éjaculations. Comme on constate simultanément la disparition très rapide des gamètes résiduels, il est vraisemblable que les amoebocytes phagocytent ces éléments. J'ai souvent pu mettre en évidence des amas de cellules sanguines autour d'un oocyte ou d'un groupe de spermatozoïdes. Récemment, TRANTER (1958) a décrit des phénomènes identiques chez l'huître perlière.

Les follicules (fig. $16_{b,c}$).

Les follicules apparaissent, sur coupes, presque vides à l'exception de quelques gamètes résiduels et d'amoebocytes. Mais, sur les parois folliculaires, subsistent des cellules germinales souvent dispersées et plus nombreuses dans les régions distales des acini gonadiques. A partir de ces éléments sexuels, on assiste alors à des phénomènes de multiplication qui ont une morphologie très particulière. En même temps, l'accroissement des cellules adipo-granuleuses provoque un tassement des follicules qui deviennent alors très aplatis. Les éléments germinaux qui subsistent, après les dernières émissions, sont des « cellules-mères » de gonies, des spermatogonies ou oogonies primaires et quelques gonies en cours d'évolution. Ces éléments vont se multiplier car on peut mettre en évidence quelques images de mitoses mais le nombre de celles-ci reste très réduit. Un certain nombre de « cellules-mères » se divise ainsi que toutes les gonies. On retrouve alors, dans ces zones de multiplication, des formations nécrotiques à allure syncitiale. La division des gonies ne conduit jamais à un grand nombre de cellules. Les spermatogonies ou oogonies ainsi formées ont une allure caractéristique. Leur noyau prend (fig. 16) une forme lobée, tandis que la taille cellulaire se réduit par rapport à celle de la « cellule-mère ». La chromatine se condense en mottes très rapprochées, le ou les nucléoles disparaissent. Ces spermatogonies ou oogonies pénètrent à l'intérieur du follicule, la cellule devient allongée et elle est rattachée à la paroi par un long pédicelle cytoplasmique. Comme la lumière du follicule se réduit simultanément, les gonies se tassent et forment de loin en loin des amas. Le noyau de ces « cellules sexuelles de réserve » (spermatogonies ou oogonies), reprend une forme normale sphérique mais la chromatine reste toujours très dense et l'on ne rencontre qu'un seul nucléole. Le diamètre nucléaire est compris entre 3 à 4 μ mais le cytoplasme qui entoure ces cellules est beaucoup plus abondant que dans les « cellules-mères ». Les limites cellulaires entre ces spermatogonies (ou oogonies) deviennent indistinctes. Il subsiste quelques « cellules-mères » mais les formations nécrotiques ont disparu.

Ces éléments germinaux restent à l'état de repos pendant la durée du stade 0. Ils sont très difficilement visibles à ce stade car ils sont noyés dans la masse conjonctive. Il faut enfin signaler que quelques éléments germinaux semblent émigrer à l'extérieur du follicule mais il m'a été impossible d'en suivre l'évolution ultérieure. Ces cellules pourraient être à l'origine de nouveaux follicules.

C. - Animaux hermaphrodites.

Ces individus, récoltés en différentes stations, présentent une mosaïque de zones mâles et femelles diversement réparties dans le manteau ou la masse viscérale (fig. 17).

L'examen histologique montre que l'on ne rencontre jamais simultanément, dans le même follicule, des gamètes des deux sexes. Spermatogenèse ou oogenèse se déroulent dans des follicules distincts, répartis en « zones » mâles ou femelles. Cette particularité confère aux animaux hermaphrodites une allure macroscopique caractéristique au moment de la maturité sexuelle. Les zones femelles ont une teinte orangé-rougeâtre, les mâles une couleur blanc-jaunâtre.

En ce qui concerne la maturité respective des zones mâles ou femelles, je n'ai pu observer de générale, les unes ou les autres pouvant, suivant les individus, être à des stades différents olution. Mais ce qui est général c'est que l'on assiste toujours, au moment de l'émission, à ulsion d'un seul type de gamètes, même si les régions mâles et femelles sont mûres en même s.

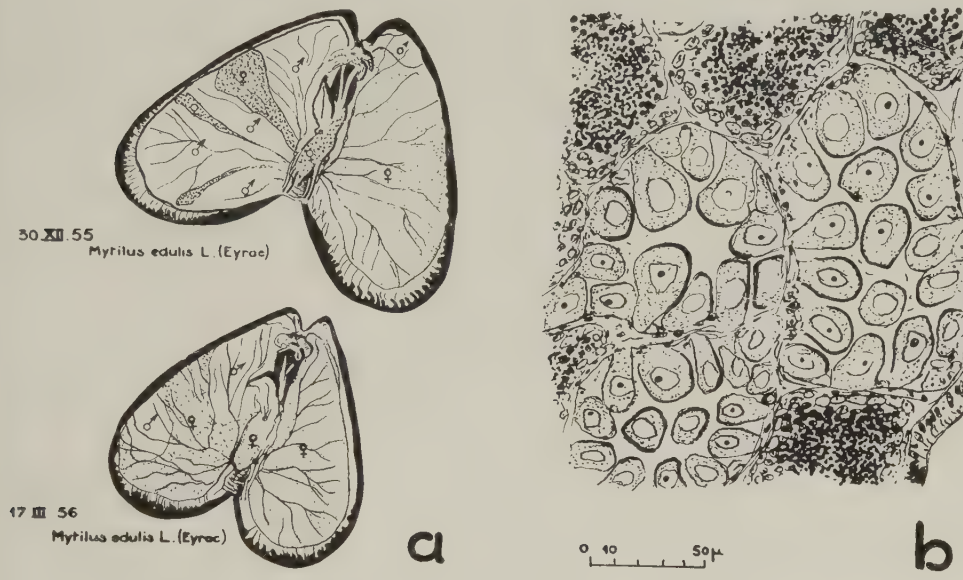


Fig. 17. — *Cas d'hermaphrodisme simultané chez* Mytilus edulis L. a) *aspect macroscopique de deux animaux hermaphrodites.* b) *schéma d'une coupe dans les gonades.*

SEQUENCES COMPAREES DES PHENOMENES SEXUELS DANS LES DIFFERENTS IOTOPES.

des dates aussi rapprochées que possible, des animaux sont été prélevés dans les différentes s étudiées. Ils ont été soumis à un examen macroscopique qui a toujours été complété par ntrôle histologique (frottis, coupes à congélation et à la paraffine, colorations de Feulgen, Pappenheim, trichromique de Prenant-Gabe).

la proportion des animaux appartenant aux différents stades a été ainsi déterminée, ce qui t de préciser la durée des principaux stades pour chaque population.

'autre part, l'étude histologique comparée des individus montre que certains stades très caracques à Eyrac présentent une morphologie assez différente pour des populations soumises à des ces océaniques.

es résultats sont exprimés dans les tableaux IV pour *Mytilus edulis* L. et V pour *Mytilus rovincialis* Lmk. Ils donnent, pour chaque examen, le pourcentage des différents stades prédans la population étudiée.

Cycle sexuel de *M. edulis* L. (côtes du sud-ouest de la France).

les modalités de la gamétogenèse sont les mêmes pour les différents biotopes, la durée des nts cycles paraît varier en fonction des facteurs écologiques. L'étude comparée des tableaux et B met en évidence les résultats suivants :

a) Stade 0.

1. - *Influence de la zonation.*

La durée de la phase de repos sexuel (accumulation de réserves dans les cellules conjonctives « adipo-granuleuses ») paraît être conditionnée par les facteurs écologiques. A Eyrac, les moules situées dans les étages mésolittoral inférieur et infralittoral supérieur (entre les cotes + 0,80 et + 1.20 qui correspondent aux limites de la zone de plus grande densité de population) présentent une phase de repos sexuel commençant à la fin du mois de mai ou au début de juin et qui dure jusque vers la mi-septembre. Les moules situées au-dessus de + 1,20 subissent un retard d'une quinzaine de jours environ. On peut expliquer ce décalage par le fait que ces moules ont un temps total d'immersion plus faible que celles des niveaux inférieurs et par conséquent une nourriture moins abondante. Les moules situées au-dessous de + 0.80 (jusque vers — 0,20) présentent au contraire une très faible avance en ce qui concerne le départ des phénomènes de gamétogenèse (multiplication des gonies : stade I). Mais cette influence de la zonation est presque négligeable et l'on n'observe guère que des avances ou des retards d'une quinzaine de jours. En effet, si nous comparons les résultats obtenus pour deux moulières soumises à des conditions hydrologiques presque identiques (t° de l'eau, salinité, matières organiques, composition qualitative et quantitative du plancton) mais situées à des étages différents (Eyrac : étage mésolittoral ; Tès : étage infralittoral), nous voyons que la durée du stade 0 et des autres stades est à peu près identique.

2. - *Influence des facteurs hydrologiques.*

L'examen comparé des tableaux IV A et IV B montre que les stations franchement océaniques (moulières de la pointe sud du Pilat, du cap Ferret, des bouées des passes) possèdent toujours des individus (statistiquement dominants) chez lesquels la durée du stade de restauration est extrêmement réduite. Corrélativement la durée du stade 0 est d'autant plus grande que l'on s'éloigne de ces zones franchement océaniques. J'ai constaté (1956, 1957) que les moules de beaucoup de stations océaniques étaient sexuellement mûres en septembre (pontes) : bouée de Biscarosse, bouée d'atterrissage, bouées 1 à 6, moulières du cap Ferret, du Pilat. Aux mêmes dates d'examen, les individus des populations situées dans des zones soumises à des influences saumâtres (est du bassin : bouées du port d'Arcachon, coffre du Tès, etc.) étaient encore à la fin du stade 0 ou au début du stade I. Or toutes ces moulières sont constamment immergées. Par conséquent, les facteurs hydrologiques (variations de la température ou de la salinité des eaux, composition du plancton) peuvent être tenus responsables de ces comportements. Un essai d'analyse de l'incidence de ces différents facteurs sur la durée du cycle sexuel sera tenté au chapitre suivant.

b) Stades I et II.

La durée de ces stades varie également en fonction des stations. D'une façon générale, elle est plus longue lorsque les animaux sont soumis à des influences saumâtres et à l'action des marées, elle est plus brève chez les moules des stations océaniques constamment immergées (bouées).

Les stades I et II sont tout à fait distincts chez les individus des stations saumâtres du bassin (Eyrac, Aiguillon, Comprian). La séquence et l'enchaînement des phénomènes de gamétogenèse correspond à ce qui vient d'être décrit. Il n'en est pas de même pour les moules des stations océaniques benthiques ou « pélagiques ». Pendant les mois d'été ou le début de l'automne, le manteau de ces individus présente un aspect morphologique qui l'apparenterait à celui décrit pour le stade 0 à l'exception de la présence d'acini dispersés et qui présentent une coloration propre, rose chez les femelles et blanc-jaunâtre chez les mâles. Une étude histologique et cytologique est indispensable pour interpréter le degré d'évolution des processus de gamétogenèse. J'ai pu mettre ainsi en évidence les phénomènes suivants :

1° La résorption du tissu conjonctif, au cours des stades I, II et III est beaucoup moins importante chez les animaux des stations océaniques constamment immergés. Cette particularité explique pourquoi des animaux possédant des gamètes mûrs (pontes) peuvent avoir une apparence macros-

ue qui rappelle les stades 0 ou I. D'où l'insuffisance des critères macroscopiques pendant les d'été et d'automne.

° La séquence des phénomènes sexuels est légèrement différente de celle qui a été précé-ent décrite. Le stade I (multiplication des gonies) n'est pas vraiment distinct du stade II. On ntre en effet différents stades d'évolution entre les divers follicules. Certains d'entre eux pré-nt effectivement des phénomènes de multiplication de gonies, mais d'autres sont le siège de mènes de gamétogenèse plus avancés (oogenèse ou spermatogenèse). Il arrive même qu'un re important de follicules possèdent des gamètes mûrs susceptibles d'être émis (en septembre xemple).

° Ces différences dans le degré d'évolution des phénomènes de gamétogenèse s'estompent en re. Au début du mois de novembre les animaux des stations saumâtres et ceux des biotopes iques deviennent comparables aussi bien par leur aspect morphologique que par leur structure ogique.

ade III.

es observations sur la durée relative de ce stade montrent des résultats identiques à ceux qui nt d'être exposés pour les stades I et II.

e stade III est moins long chez les individus soumis en automne, en hiver et au printemps à fluences saumâtres. Il s'étale entre le mois de décembre et le mois de juin de l'année suivante d'Arcachon : Eyrac-Tès-Comprian, baie de l'Aiguillon, moulière de Capbreton). Le stade III us long pour les stations océaniques et dure de la fin du mois d'août à la fin du mois de juin nnée suivante. L'étude des différentes populations des bouées est assez suggestive à cet égard, ée du stade III étant d'autant plus grande que l'on se rapproche des passes (zone océanique). dividus des bouées étant constamment immergés, seuls les facteurs hydrologiques peuvent être responsables des différences de comportement mises en évidence.

n séquence des stades III A, B, C, sera précisée ultérieurement à propos de l'étude de l'émis-es gamètes. Nous assistons à une véritable périodicité des phénomènes de gamétogenèse III C). Les moules de la station d'Eyrac peuvent être mûres depuis la fin du mois de décembre peut constater des émissions en janvier (1955-56-58). Les pontes ou éjaculations sont arrêtées la température des eaux diminue brusquement (vague de froid de 1956). Mais lorsque l'hiver ux (1957-58) des pontes ont été observées en février. Les émissions reprennent en mars, elles nt à la fin du mois de mai. Des résultats identiques ont été constatés pour des stations s, comme Eyrac, à de grandes variations hivernales de la température des eaux. Par ailleurs mières pontes des individus de stations franchement océaniques (bouées des passes, Pilat, de Capbreton), peuvent avoir lieu dès la fin du mois d'août. J'ai pu observer des émissions tembre, octobre et pendant les mois d'hiver car la température de l'eau tombe rarement sous de 12°C. Toutefois les émissions les plus importantes semblent se placer en mars ou en Enfin, le cycle sexuel se termine à la fin du mois de juin.

mier cycle sexuel (fig. 18).

i suivi, en différentes stations, l'évolution sexuelle des jeunes nés dans l'année. L'analyse les modales de ces populations à des dates rapprochées permet de repérer les animaux du e.

s jeunes moules nées en avril et fixées sur les bouées océaniques sont mûres dès la fin du août. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de ces zones, l'acquisition de la maturité sexuelle retardée (allongement des stades 0, I et II). A Eyrac et au Tès, il faut attendre le mois mbre pour trouver des gamètes fonctionnels chez les animaux nés en avril-mai.

comportement des jeunes individus est donc comparable à celui que je viens de mettre en e chez les animaux de deux ans et plus.

B. - Cycle sexuel de *M. galloprovincialis* Lmk.

Si les modalités cytologiques des phénomènes sexuels sont identiques à celles qui viennent d'être décrites chez *M. edulis,* l'étude comparée de la durée des différents stades chez deux populations appartenant à un même biotope (*M. edulis* et *M. galloprovincialis*) révèle d'intéressantes différences de comportement.

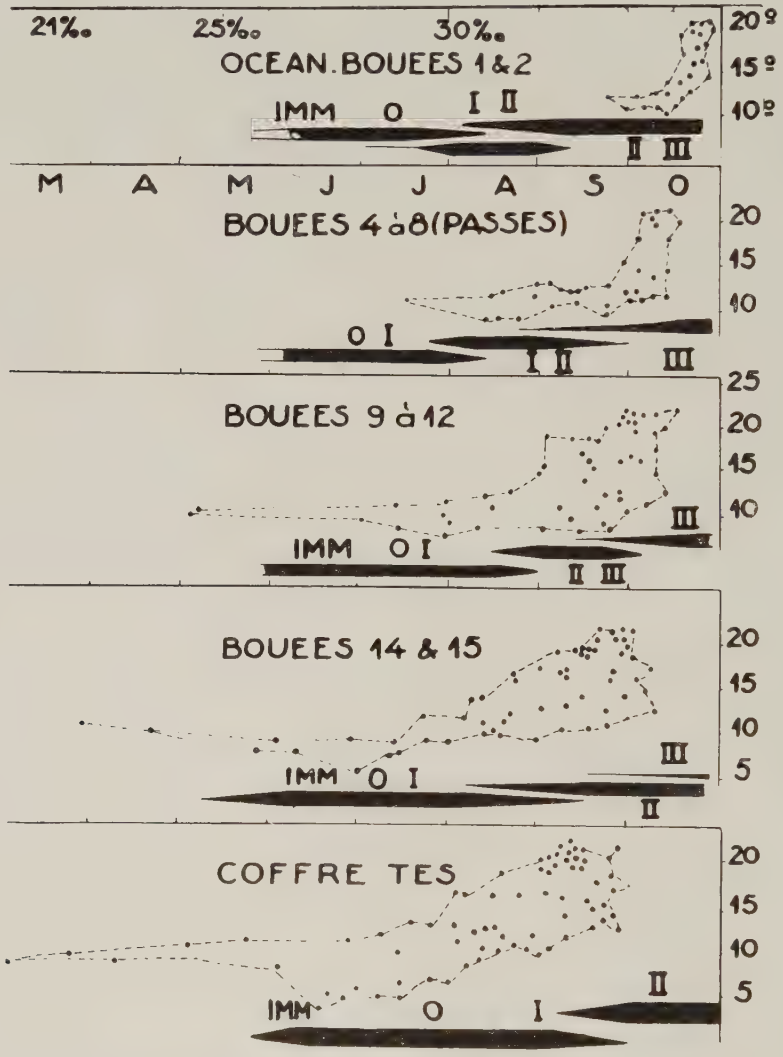


FIG. 18. — *Premier cycle sexuel chez* Mytilus edulis L. (les graphiques températures-salinités correspondent aux variations annuelles enregistrées dans les différentes stations en 1955, 1956 et 1957).

Cette analyse (résultats exposés dans le tableau V) permet de dégager les faits nouveaux suivants :

1° Comme cela vient d'être signalé chez *M. edulis,* il existe une différence de comportement entre les *M. galloprovincialis* des zones saumâtres et celles des biotopes franchement océaniques. On constate, chez ces derniers individus, une réduction des stades 0, I et II alors que, chez les premiers, la durée de la phase de restauration et de repos sexuel est considérablement plus longue.

2° Dans chaque biotope où coexistent les deux races (voir la discussion du chapitre I), le cycle l de *M. galloprovincialis* est plus long que celui de *M. edulis*. La durée de la phase de repos l (stade 0) semble être réduite d'autant.

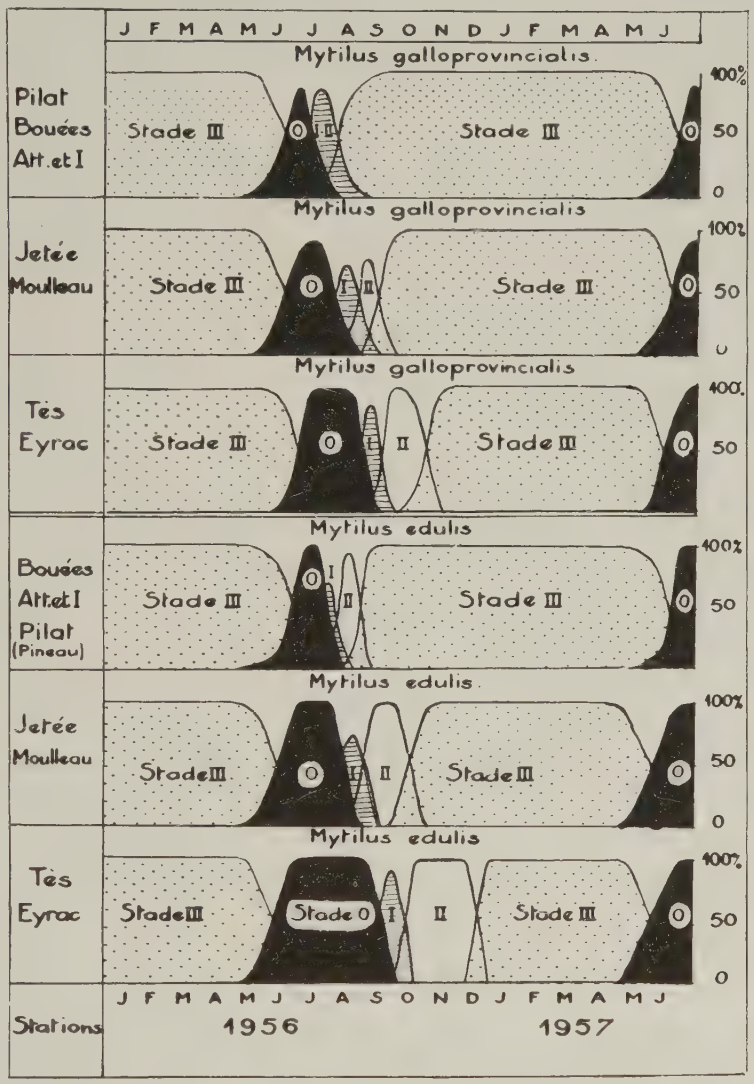


FIG. 19. — *Séquences comparées du cycle sexuel de* Mytilus edulis L. *et de* Mytilus galloprovincialis LMK (les taux exprimés indiquent le pourcentage des différents stades présents, dans chaque station, pour une même date d'examen ; les diagrammes températures-salinités obtenus pour chaque station sont représentés fig. 18).

Eyrac, par exemple, le stade 0 dure de fin mai à fin septembre chez *M. edulis*, alors que *M. galloprovincialis* il s'étale seulement entre le début de juillet et le début de septembre. Par , les *M. edulis* de cette station ne possèdent pas de gamètes fonctionnels avant la fin bre alors que les *M. galloprovincialis* sont mûrs dès le début du mois d'octobre.

our les stations franchement océaniques, la durée du stade 0 est encore plus réduite, il arrive qu'elle devienne presque nulle. Le tissu conjonctif (cellules adipo-granuleuses) ne subit pas ion décrite précédemment. Il est présent, toute l'année, entre les follicules de la gonade, semble être plus développé pendant les mois d'été qu'au printemps. Ces moules n'atteignent l'état de réplétion dû au développement important des gonades que l'on peut constater chez vidus des stations saumâtres. Enfin, comme je l'ai signalé ci-dessus (*Mytilus edulis*), les

stades I et II sont souvent confondus chez ces animaux des biotopes océaniques, les follicules étant à des stades de réplétion ou de maturité très différents.

La durée du cycle sexuel des animaux de ces stations océaniques rappelle celle qui a été observée en Méditerranée (Berner 1935). La figure 19 traduit graphiquement les séquences des différents stades du cycle sexuel chez *M. edulis* et *M. galloprovincialis* (bassin d'Arcachon).

CONCLUSIONS DU CHAPITRE II.

Les recherches qui viennent d'être exposées dans ce chapitre précisent les modalités histologiques et cytologiques des phénomènes sexuels. La comparaison entre le comportement de *Mytilus edulis* et de *M. galloprovincialis* (séquence des différents stades) permet de mettre en évidence les faits nouveaux suivants :

1° Valeur de l'échelle de stades proposée par Chipperfield.

Si les critères macroscopiques donnés par cet auteur sont suffisants pour indiquer les différents stades d'évolution de la gonade, ils ne peuvent être appliqués qu'à des animaux appartenant à des stations saumâtres (baies peu agitées). Pour discriminer, chez des animaux peuplant des stations océaniques, l'état de développement sexuel, il faut avoir recours à un examen histologique complémentaire. Cette particularité est due au fait que le tissu conjonctif subit une régression moins importante et que certains processus (stades I et II) peuvent se dérouler simultanément.

Par ailleurs, il est possible de dissocier le stade III de Chipperfield en trois étapes distinctes morphologiquement. Le stade III A correspondra à l'époque de maturité sexuelle, le stade III B à la période d'émission et de post-émission, le stade III C à la phase de restauration de la gonade qui précède nécessairement la période de maturité suivante.

2° Comportement des individus d'une même race.

La durée des principales étapes du cycle sexuel paraît varier en fonction des stations. La phase de repos sexuel (stade 0) est plus longue chez les animaux des zones saumâtres que chez ceux des biotopes océaniques. Les stades I et II se suivent dans le temps chez les premiers individus, ils ne sont plus distincts chez les derniers. Enfin la durée du stade III est également affectée et on constate sa réduction lorsque l'on passe de stations océaniques (faibles écarts de température ou de salinité) à des stations soumises à de grands écarts de température et de salinité. L'influence de la zonation ne paraît pas intervenir dans ces phénomènes. Seuls les facteurs hydrologiques paraissent être responsables de ces variations (températures, salinités, composition qualitative et quantitative du plancton).

3° Comportement comparé de *M. edulis* et de *M. galloprovincialis*.

Lorsque ces deux races coexistent dans un même biotope, la durée du cycle sexuel de *M. edulis* est plus courte que celle de *M. galloprovincialis*. Cette constatation, jointe aux observations exposées dans le chapitre précédent, montre que l'on peut mettre en évidence, à côté des différences morphologiques entre les deux races, des comportements biologiques particuliers à chaque « race » ; croissance en hauteur, séquences et durée du cycle sexuel.

4° Séquences du stade III dans les différents districts de l'aire de répartition de *M. edulis*.

Le tableau VI, reproduit d'après Savage (1956) et complété, indique les dates de pontes relevées par les auteurs, dans différents districts de l'aire de répartition de *Mytilus edulis*. On peut assimiler à la durée totale du stade III l'intervalle qui sépare, dans une station, les premières pontes des dernières.

L'examen des différentes dates montre que la durée du stade III varie en fonction de la latitude. On y remarquera un décalage de la période de maturité sexuelle vers les mois d'été au fur et à mesure que l'on atteint des districts plus nordiques. Ce décalage est particulièrement important pour les stations d'Ecosse et de la Mer baltique. Le cycle sexuel est beaucoup plus étalé dans les districts méridionaux (pontes d'hiver et de printemps).

CHAPITRE III

CIDENCES EXTERNES ET FACTEURS INTERNES AYANT UNE ACTION SUR LE DÉROULEMENT DES PHÉNOMÈNES SEXUELS

s résultats qui viennent d'être exposés montrent que certains facteurs biotiques (zonation, tem-e, salinité, nature et densité du plancton) ont vraisemblablement une influence sur la durée le sexuel. Ces incidences externes déclenchent, favorisent ou inhibent des fonctions physiolo-qui ont sous leur dépendance le départ et l'évolution des gonades. Pour trouver le lien qui ntre ces fonctions et la genèse des gamètes ou l'acquisition de la maturité sexuelle, j'ai étudié ion de certaines activités internes pendant les différentes étapes de la gamétogenèse.

s recherches concernant la physiologie des bivalves sont encore très fragmentaires. J'ai essayé, abord, de préciser la nature des variations, au cours du cycle sexuel annuel, des constituants iques fondamentaux. Par ailleurs, j'ai recherché systématiquement les phénomènes internes ments histologiques et histochimiques, cycles sécrétoires) dont le déroulement pouvait être ne des principales étapes de la gamétogenèse. La découverte de certains cycles (neurosécré-'a incité à tenter un essai d'analyse expérimentale. Les résultats obtenus ne permettent de r que des hypothèses de travail. Je souhaite que des biochimistes, des physiologistes et des bio-reprennent ces recherches de façon systématique.

ENOMENES INTERNES SYNCHRONES DES PRINCIPALES ETAPES DE LA GAME-ENESE.

ude histologique et histochimique des principales étapes du cycle sexuel a montré que le njonctif subissait d'importants changements, soit dans son extension, soit dans la nature des accumulées dans les cellules adipo-granuleuses ou dans les cellules vésiculeuses de Langer. mpléter ces observations histologiques et ces données purement qualitatives, j'étudierai les s des principaux constituants (eau, protides, lipides, glucides) au cours des différentes étapes métogenèse et pendant le stade de repos sexuel.

poserai ensuite les résultats des investigations cytologiques concernant les cycles sécrétoires s phénomènes internes qui peuvent se dérouler pendant la durée du cycle sexuel.

olution de la constitution chimique de *M. edulis*.

nombreux travaux ont précisé la nature et la teneur des différents constituants organiques aux dans l'organisme des moules. Van Velde (1939), Gerristen et Van Pelt (1945) étu-es moules de Hollande (*Mytilus edulis*) et récemment Fraga (1956) donne des renseigne-s complets sur les variations annuelles de certains constituants biochimiques chez les moules (Espagne). Malheureusement, la plupart de ces auteurs ne précisent pas l'état sexuel des étudiés.

J'ai donc essayé de suivre la variation des principaux constituants (matière sèche et eau, protides, glucides et lipides) chez une population témoin de *Mytilus edulis* (Eyrac) dont le cycle sexuel était parfaitement connu. Le matériel utilisé pour les analyses concernant les stades III B et III C a été obtenu de la façon suivante : j'ai provoqué expérimentalement la ponte ou l'éjaculation d'un lot d'animaux, au laboratoire. Les dosages ont été effectués sur cette population (stade III B) et sur une fraction qui a été immédiatement reparquée, après l'émission des gamètes, dans le biotope d'origine. On se procure ainsi les stades III C puis III A qui suivent cette ponte.

a) Techniques.

Le matériel a été prélevé à la station d'Eyrac entre les cotes + 1.10 et + 1.20. Les moules choisies mesurent toutes 42 à 43 mm de long, ce qui correspond statistiquement à des individus âgés d'un an. L'animal est soigneusement dégagé de sa coquille. On enlève l'eau de la cavité palléale. Après pesée des parties molles, on obtient le poids vif.

L'eau des tissus est extraite par l'alcool bouillant dans l'appareil de Kumagawa. Après évaporation à sec de l'extrait alcoolique qui est alors pesé, on reprend l'extrait sec par le benzène à froid. L'extrait benzénique est desséché et pesé. On obtient par différence le poids de lipides. La teneur en eau est égale à la différence entre le poids vif et le poids sec : la somme des poids de l'extrait alcoolique sec et du résidu sec. Ce dernier et les extractifs sont réduits en poudre homogène. Des parties aliquotes sont prélevées pour doser l'azote organique par la méthode de Kjeldahl et le glycogène par la méthode de Kramer-Somogyii.

b) Résultats.

Les principaux résultats sont groupés dans le tableau VII où sont exprimés la teneur en eau, en poids sec, en protéines, lipides et glycogène par rapport au poids vif. Les graphiques de la figure 20 indiquent les variations globales de la composition chimique des individus au cours du cycle sexuel (1956-57).

1° ***Poids vif et teneur en eau.***

Les poids les plus importants sont observés pendant la période de repos sexuel. Les réserves s'accumulent alors dans les cellules adipo-granuleuses qui connaissent leur maximum d'extension et de réplétion. Ils diminuent pendant le stade I puis augmentent progressivement jusqu'à la fin du stade II. Les animaux sont alors bourrés de gamètes, le tissu conjonctif est très réduit. Ils décroissent pendant les mois d'hiver, même s'il n'y a pas d'émissions et s'accroissent à nouveau pendant la durée du mois de mars (stade III A). Il est évident qu'ils diminuent après chaque ponte ou éjaculation ; la chute enregistrée est considérable. Pendant la phase de restauration de la gonade (stade III C), ils augmentent régulièrement. Le poids devient très bas lors du stade III D.

La teneur en eau est sensiblement la même pendant les stades 0, I et le début du stade II. Elle paraît alors augmenter jusqu'à la fin de la gamétogenèse. Les mâles semblent renfermer, en moyenne, moins d'eau que les femelles. Après chaque émission de gamètes, on assiste à une augmentation de la teneur en eau. Celle-ci diminue pendant la phase de restauration de la gonade (stade III C).

2° ***Teneur en lipides*** (fig. 20 et 21).

Les chiffres obtenus sont toujours un peu supérieurs à ceux que cite Fraga (1956). La courbe qui traduit graphiquement les variations saisonnières des lipides se situe entre celles qu'ont obtenues respectivement Van Velde (1939), Gerristen et Van Pelt (1945) pour les moules de Hollande et Fraga (1956) pour les moules de Vigo. A ce propos, je crois devoir signaler que ce dernier auteur désigne son matériel sous le nom de *M. edulis*. Mais l'étude de matériel provenant de Vigo m'a permis de constater que *M. galloprovincialis* paraît dominer. Or, Bluhm (1955) a montré qu'il existait de petites différences dans la composition biochimique, entre *M. edulis* et *M. galloprovincialis*. Dans toutes les stations soumises à des influences océaniques que j'ai étudiées sur le littoral atlantique, la teneur en lipides est plus élevée (pour une même station et à la même date d'examen) chez *M. edu-*

chez *M. galloprovincialis*. L'étude du cycle saisonnier montre qu'à Eyrac, les lipides augmen-
epuis la fin mai ou le début juin pour atteindre une valeur maximum pendant les mois d'été. La
en lipides décroît pendant les mois de septembre et d'octobre (stade I et début du stade II),
mble se stabiliser un moment à la fin de ce stade et pendant le stade suivant (III A1 : décem-

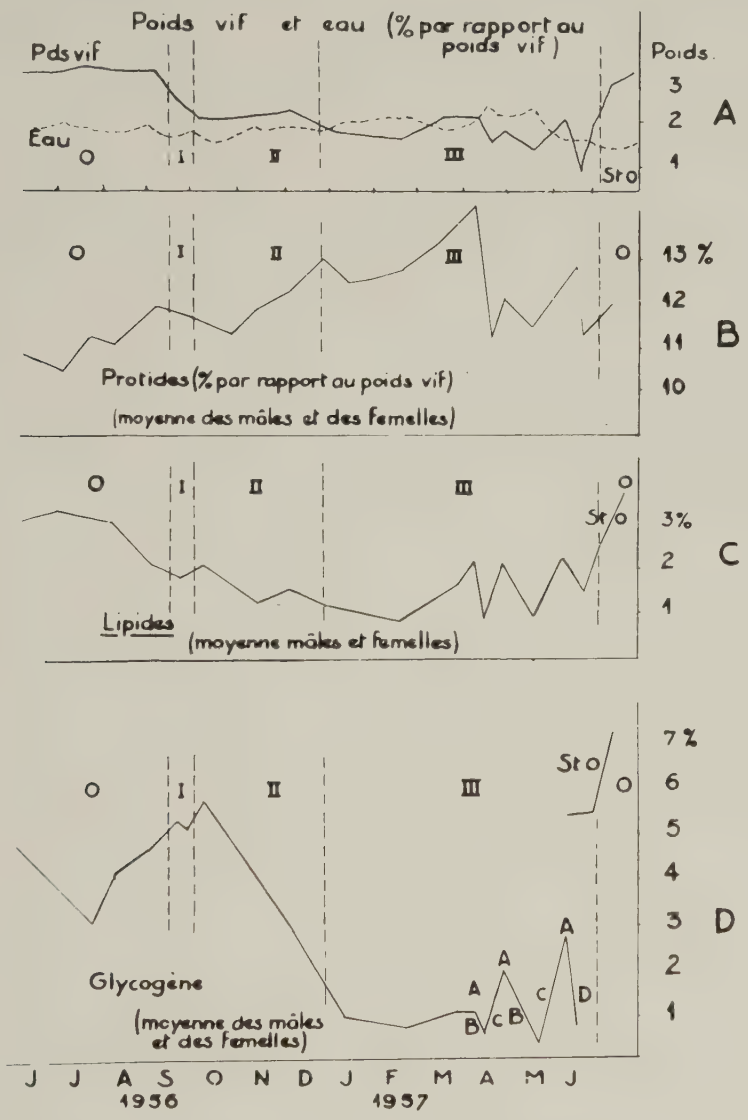


FIG. 20. — *Variations saisonnières de quelques constituants (eau, protides, lipides, glycogène) au cours du cycle annuel chez* Mytilus edulis L. *(Eyrac).*

ndant les mois d'hiver, même s'il n'y a pas d'émission, le poids des lipides diminue encore
voisines de 1 % du poids vif) puis on assiste en mars à une brusque remontée (2,5 %). Après
émission, la quantité de lipides diminue considérablement, leur resynthèse s'effectuant pen-
phase de restauration de la gonade (stade III C). Toutefois, la valeur obtenue, pour le stade
rité suivant (III A) est en général inférieure à celle que l'on a pu mettre en évidence au
écédent. Cette différence est toutefois très faible. La teneur en lipides augmente à nouveau

brusquement à partir du stade III D et pendant le début de la phase de repos sexuel. Cette augmentation est due au développement du tissu conjonctif.

Par ailleurs, l'examen des résultats met en évidence les faits suivants :

au même stade sexuel, les femelles renferment toujours plus de lipides que les mâles ; cette différence s'accuse au moment de la maturité car les oocytes contiennent alors d'importantes réserves lipidiques ;

la teneur en lipides est plus forte chez les animaux des stations océaniques (bouées) que chez ceux des stations saumâtres de la zone intercotidale (bassin d'Arcachon).

3° ***Teneur en glycogène*** (fig. 20 et 21).

Les variations de la teneur en glycogène sont plus difficiles à interpréter que celles de la teneur en lipides. J'ai pu mettre en évidence deux maxima. L'un se place au début du stade 0 (juin, juillet), l'autre au début du stade II. Il est intéressant de signaler que ces maxima coïncident avec les deux périodes de l'année où le phytoplancton est le plus abondant (les variations saisonnières qualitatives et quantitatives du phytoplancton seront étudiées ultérieurement). Deux minima sont à noter dans la teneur des moules en glycogène. Le premier peu important se situe entre les mois de juillet et d'août. Il est difficilement explicable et il est suivi d'une phase de synthèse (maximum de fin septembre). La teneur en glycogène baisse considérablement pendant la phase intense des phénomènes de gamétogenèse (stade II) et l'on aboutit à un nouveau minimum. Il est vraisemblable que l'abaissement de la température des eaux en octobre, novembre et décembre contribue également à cette disparition du glycogène. Par ailleurs, la teneur des eaux en phytoplancton diminue considérablement pendant les mois d'hiver. Ceci explique les faibles pourcentages enregistrés en janvier, février, mars, même si les animaux n'émettent pas de gamètes. Ces résultats sont comparables, en ce qui concerne les mois d'hiver, aux observations de Bargeton-Couteaux (1941, 1942) chez les huîtres. La quantité de glycogène augmente pendant les mois de printemps où les eaux sont riches en phytoplancton pélagique. Les variations de la teneur en glycogène au cours du stade III montrent des séquences de resynthèse (III C) ou des abaissements brusques (III B). Il est assez curieux de noter, contrairement à ce que nous avons indiqué pour les lipides, que les chiffres obtenus chez les moules mûres des pontes les plus tardives (mai) sont plus forts que ceux des stades correspondants (III A1) de mars ou d'avril. Enfin après les dernières émissions (III D), on assiste à une brusque augmentation de la teneur en glycogène.

Pendant la durée du stade de maturité sexuelle, les moules mâles renferment, en moyenne, une quantité de glycogène légèrement supérieure à celle des femelles.

4° ***Teneur en protides*** (fig. 20 et 21).

L'examen des résultats montre que la teneur en protides augmente au cours des différentes étapes de la gamétogenèse. Elle est minimum pour le stade 0 et maximum au moment de la maturité sexuelle (stade III A).

La comparaison de lots de mâles et de femelles indique un pourcentage plus important (exprimé par rapport au poids vif) des protides chez les mâles.

Enfin, comme je l'ai signalé pour les autres constituants, on assiste après chaque émission de gamètes à une chute brutale de la teneur en protéines. Toutefois, la synthèse qui s'effectue pendant le stade de restauration (III C) semble être de plus en plus faible (surtout en mai). Cette observation est confirmée par les observations macroscopiques ou histologiques. La quantité des gamètes émis à chaque ponte (ou éjaculation) successive est de plus en plus faible.

Nous voyons, en conclusion, que *Mytilus edulis* accumule des lipides et du glycogène pendant la phase de repos sexuel (stade 0). Le départ des phénomènes de gamétogenèse s'accompagne d'une diminution sensible des lipides mais le taux de glycogène augmente vraisemblablement sous l'influence d'une nutrition plus riche (abondance du phytoplancton en septembre-octobre). Il se peut également qu'une partie de cette augmentation ait une origine endogène. J'ai signalé l'existence d'enzymes

sphatases) dans les cellules sexuelles, ainsi que celle de lipase dans les cellules adipo-granu-es. Par ailleurs, si la teneur en lipides des cellules conjonctives diminue (disparition des goutte-s), celle du glycogène augmente et les vésicules de Langer sont particulièrement bien dévelop- pendant le stade II. Le métabolisme des animaux subit donc une modification au début du stade I ême un peu avant. Les lipides diminuent, le glycogène augmente. Fraga (1956) constate égale-, chez les moules de Vigo, une valeur maximum de la teneur en glycogène en octobre, mois où nytoplancton (exprimé en U.P.H.) atteint également, dans le ria, des valeurs maxima.

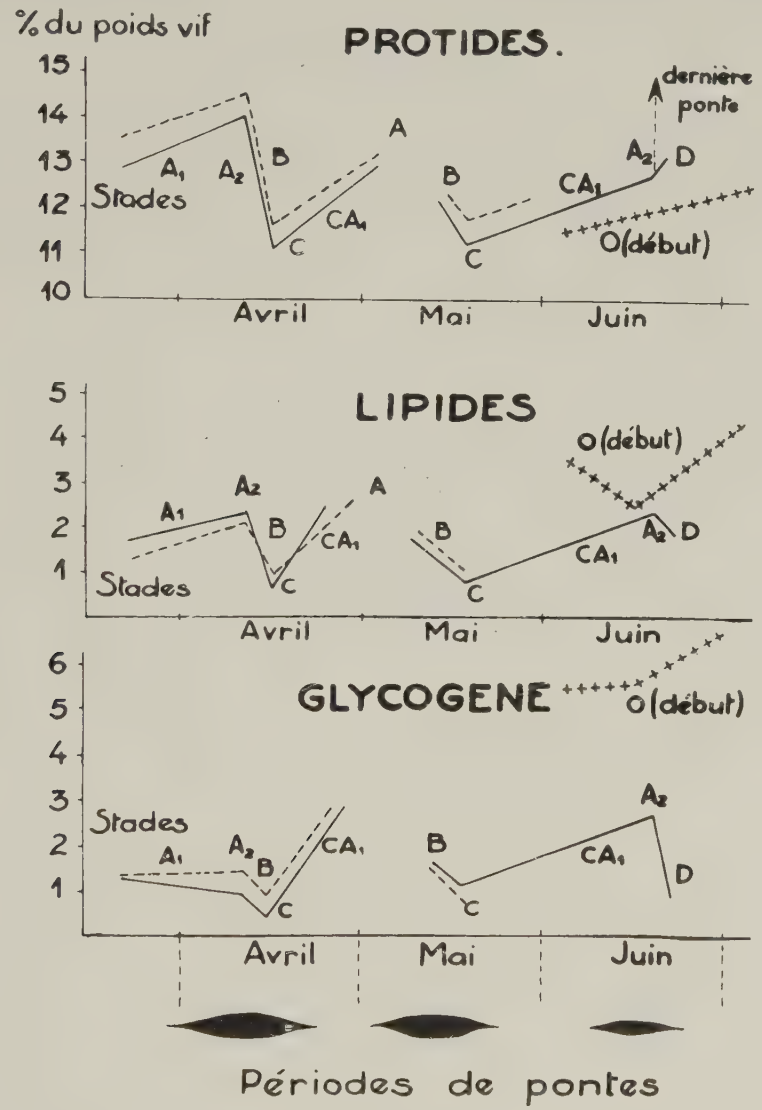


Fig. 21. — *Variations quantitatives des protides, glucides et lipides chez* Mytilus edulis L. *pendant la période de reproduction :* stade III (*Eyrac 1957*).

début du stade II (gamétogenèse) la quantité des protéines augmente mais celle des lipides lycogène diminue (épuisement des réserves). Celles-ci seront réduites pendant les mois d'hiver. hauffement de la température des eaux et l'augmentation de la quantité du phytoplancton se en mars par un accroissement des synthèses de lipides et de glycogène, ces constituants dimi-considérablement après chaque émission (avril, mai).

Un changement important de métabolisme se produit à la fin du mois de mai. L'activité des gonies semble alors inhibée (formation de « gonies » de réserve) et simultanément le tissu conjonctif s'accroît et emmagasine des réserves (lipides, glycogène).

Enfin, je voudrais attirer l'attention sur un processus déjà décrit chez les femelles pendant les mois d'hiver. Nous avons vu que, lorsque la ponte est empêchée par une température trop basse des eaux, il arrive malgré cela que les gonades soient encore le siège de phénomènes de gamétogenèse : formation d'oogonies, accroissement d'oocytes. Les oocytes mûrs qui n'ont pas été émis entrent alors en lyse et finissent par former des amas syncitiaux qui se dissocient rapidement. On peut observer des gonoductes remplis par une véritable « bouillie » qui semble être résorbée *in situ*. On pourrait hypothétiquement interpréter ce processus de « résorption-récupération » comme une défense de l'organisme dans certaines conditions défavorables, résorption qui permettrait de libérer des métabolites bloqués dans les oocytes. DANIEL (1925) a en effet émis l'hypothèse que les réserves du tissu conjonctif n'étaient pas utilisées pour les fonctions d'entretien mais seulement par les cellules sexuelles et qu'elles permettraient uniquement la réalisation des processus de gamétogenèse. Si son hypothèse est exacte, il faut peut-être voir, dans ces nécroses, un processus de reconversion des réserves se produisant exceptionnellement pendant les mois d'hiver.

B. - Cycles sécrétoires.

Si le tissu conjonctif présente des phases d'extension (accumulation de réserves lipidiques et glucidiques) et de régression (libération des réserves), je n'ai pu déceler d'importants phénomènes de remaniement dans les autres organes. En particulier, la recherche histochimique des graisses et du glycogène dans la glande digestive montre que ces substances ne présentent pas, dans cet organe, un cycle superposable à celui qui a été indiqué à propos du tissu conjonctif. Comme l'avait déjà constaté DANIEL (1923), l'accumulation des graisses dans les cellules de la glande digestive paraît être indépendante du cycle sexuel. On remarque juste une légère diminution du nombre des gouttelettes lipidiques pendant les mois d'hiver et après chaque émission de gamètes.

L'examen des glandes péricardiques ne donne aucune indication qui permette de suggérer un lien entre le cycle sexuel et leur activité. Celle-ci paraît toutefois être légèrement plus importante vers la fin du cycle sexuel. Nous avons vu qu'à ce moment un grand afflux d'amœbocytes pouvait être mis en évidence entre les follicules. Or, les glandes péricardiques semblent donner naissance à des amœbocytes. Enfin l'activité des reins ne paraît subir aucun changement notable pendant la durée du cycle sexuel. Seule, l'étude cytologique des ganglions nerveux nous a fourni quelques indications intéressantes.

Etude de la neurosécrétion chez M. edulis.

De nombreux travaux récents ont permis de déceler la présence, dans les centres nerveux de nombreux invertébrés appartenant à des groupes très différents, de cellules neurosécrétrices. Les cycles sécrétoires ont été souvent précisés et de nombreuses études expérimentales ont permis d'analyser l'incidence de ces sécrétions sur les mécanismes physiologiques des individus. En ce qui concerne les bivalves, les recherches sur la neurosécrétion sont purement cytologiques. GABE (1955) a découvert et décrit des cellules neurosécrétrices dans de nombreuses espèces. Par ailleurs, j'avais (LUBET, 1955) essayé de préciser les séquences et les modalités du cycle neurosécrétoire chez *Chlamys varia* et *Mytilus edulis*. Certaines images cytologiques semblaient suggérer un lien entre ces phénomènes et le déroulement des phénomènes sexuels. J'ai alors tenté un essai d'analyse expérimentale en pratiquant des ablations bilatérales de ganglions nerveux.

1° Localisation des cellules neurosécrétrices.

J'ajouterai quelques précisions aux indications données dans un travail antérieur. Les cellules neurosécrétrices sont situées dans les ganglions cérébroïdes et viscéraux, les ganglions pédieux en sont dépourvus.

Ganglions cérébroïdes (fig. 22). Les cellules neurosécrétrices sont localisées dans la région ieure du ganglion où elles sont dispersées dans la couche ganglionnaire périphérique, entre des

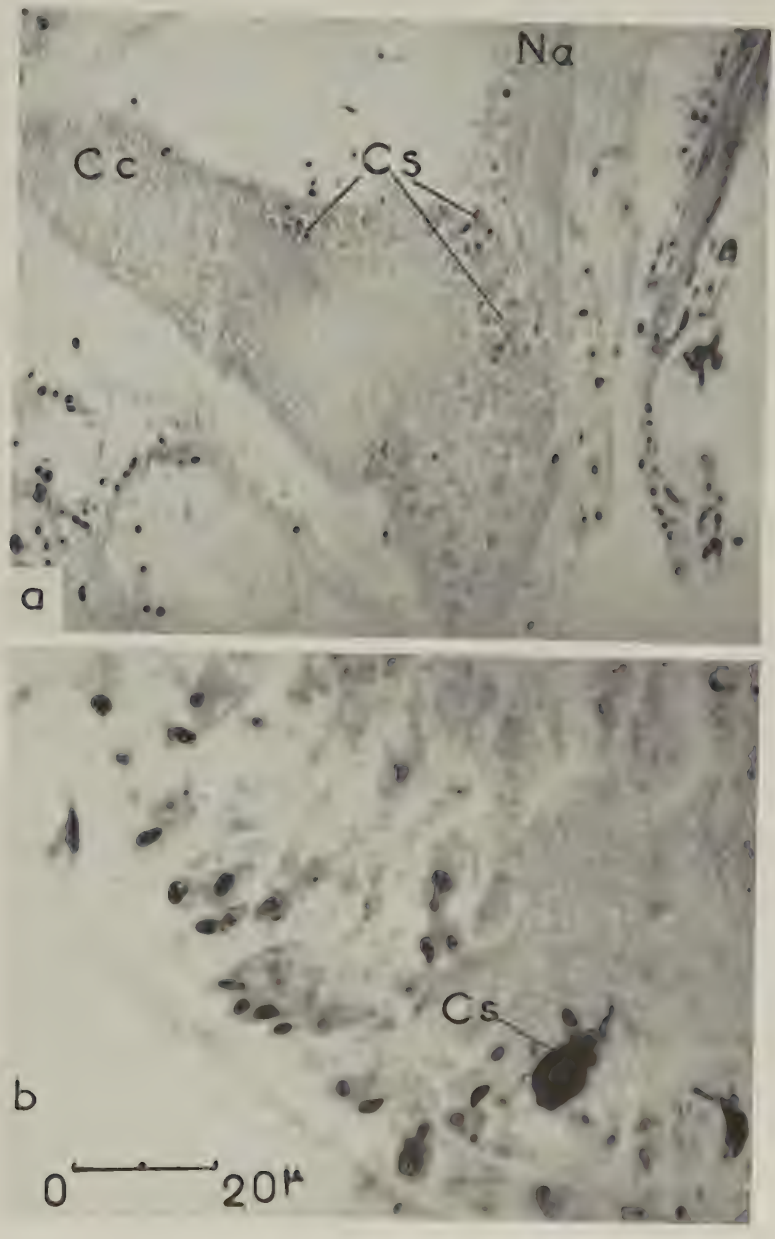


FIG. 22. — *Neurosécrétion dans les ganglions cérébroïdes de* Mytilus edulis L. a) *coupe longitudinale dans le ganglion cérébroïde gauche* (stade III A1). b) *cellule neuro-sécrétrice piriforme peu de temps avant l'émission du produit de sécrétion* (stade III A2) (fixations au liquide de Regaud, post-chromisation, coloration par la fuchsine d'Altmann différenciée par le picrate de vert de méthyle de Gabe). Cc : commissure cérébroïde. Cs : cellules neuro-sécrétrices. Na : nerf antérieur.

es de petite taille. Leur ensemble forme une sorte de calotte latéro-dorsale. La région où leur est maximum est située entre la zone d'émergence du nerf antérieur (qui donnera le nerf pal-

léal et les nerfs des palpes labiaux) et celle du départ de la commissure cérébroïde. Les axones de ces cellules neurosécrétrices sont dirigés, suivant leur position, vers le nerf antérieur, la commissure ou le connectif cérébro-viscéral.

Ganglions viscéraux. Les ganglions viscéraux renferment également des cellules neurosécrétrices. Celles-ci sont disséminées dans la couche ganglionnaire périphérique dorsale des ganglions.

2° Cytologie des cellules neurosécrétrices.

Les cellules neurosécrétrices paraissent appartenir à deux types cellulaires de taille assez différente mais qui par ailleurs présentent un comportement identique au point de vue de leurs affinités tinctoriales. Les cellules les plus grandes sont des neurones unipolaires piriformes de 15 à 20 µ de longueur en moyenne ; le cône d'émergence de l'axone est bien visible. Les plus petites sont des neurones uni- ou multipolaires, de forme assez irrégulière, triangulaire ou polygonale. Leur taille est comprise entre 8 et 12 µ.

Je ne ferai que confirmer les observations de GABE (1955) concernant la cytologie de ces éléments. Comme l'indique cet auteur, les corps de Nissl occupent une position plus marginale que dans les neurones ordinaires. Les noyaux ne semblent pas intervenir directement dans l'élaboration du produit de neurosécrétion, bien que l'on puisse observer des variations assez considérables dans la taille du nucléole qui peut devenir importante. Le matériel chromatinien est réparti en fines mottes, ce qui confère aux noyaux, après coloration, des sections claires. Les affinités tinctoriales du produit de sécrétion ont été précisées par GABE. Le neurosécrétat prend intensément la fuchsine d'Altmann, l'hématoxyline ferrique, la fuchsine paraldéhyde de Gabe et l'azan. L'hématoxyline chromo-phloxique de Gomori ne paraît présenter aucune affinité pour ce produit, contrairement à ce que l'on observe chez les Gastéropodes. J'ajouterai que le produit de sécrétion qui a une grande affinité pour les colorants acides ne prend ni les colorants des nucléoprotides (vert de méthyle-pyronine), ni ceux des glucides (P.A.S., réaction de Bauer), ni ceux des lipides. Cette analyse histochimique sommaire permettrait de penser que le neurosécrétat pourrait être vraisemblablement de nature protidique.

3° Cycle sécrétoire (ganglions cérébroïdes) (fig. 22_b, 23).

Matériel et techniques. Les moules sont prélevées régulièrement dans les biotopes d'origine, tous les quinze jours en période de repos sexuel, plus souvent pendant la période de reproduction. Des contrôles histologiques parallèles permettent de connaître l'état des gonades. La région contenant les ganglions est fixée *in toto* dans le liquide de Regaud. Après quelques heures, je procède à la dissection de cette pièce rendue plus aisée grâce au durcissement des tissus. On dégage ainsi tout ce qui est musculaire et, dans le cas des ganglions cérébroïdes, tout ce qui appartient à la glande digestive. La pénétration du fixateur s'effectue alors correctement dans les tissus nerveux. La durée de cette fixation est de 24 h à la température du laboratoire. Les pièces sont alors soumises à une post-chromisation (bichromate de potassium à saturation dans l'eau distillée). L'expérience montre que la durée optimum de cette post-chromisation est de 48 h à la température du laboratoire. On lave 48 h à l'eau courante. Les lames sont colorées suivant la variante de Gabe au picrate de vert de méthyle de la méthode d'Altmann (fuchsine acide). Des colorations comparatives ont été effectuées par l'azan et la fuchsine paraldéhyde suivant la technique de Gabe (fixation au liquide de Bouin).

Résultats. La durée du cycle de neurosécrétion est plus longue chez les moules que chez *Chlamys varia* L.

Nous venons de voir que l'étude morphologique permettait de séparer deux catégories d'éléments cellulaires neurosécrétoires (grands neurones piriformes et petits neurones irréguliers). L'étude des phases du cycle sécrétoire paraît apporter des arguments en faveur de cette hypothèse.

Stade 0 (stade de repos sexuel).

Pendant le stade de repos sexuel, il est fréquent de trouver un certain nombre de « petits neurones » remplis de produit de sécrétion. Toutefois leur activité semble devenir plus importante pendant le mois de septembre (Eyrac), un peu avant et pendant la phase de multiplication des gonies.

Stades I et II (multiplication des gonies, gamétogenèse).

Les grains de sécrétion apparus dans les « petits neurones » en septembre grossissent et forment mottes confluentes. Après coloration, le contenu cellulaire prend une allure plus homogène (« flarouge » après la coloration d'Altmann ou violette par la fuchsine paraldéhyde). On peut consr une intensité plus grande dans la région du cône d'émergence de l'axone, puis quelques figures vacuation du neurosécrétat par voie axonale. Ces images cytologiques peuvent être observées rac) fin septembre et en octobre. Les neurones « piriformes » commencent à entrer en activité. elques grains de sécrétion peuvent alors être mis en évidence dans le cytoplasme, mais ces grains ent encore de très faible taille (1 à 2 µ) et isolés.

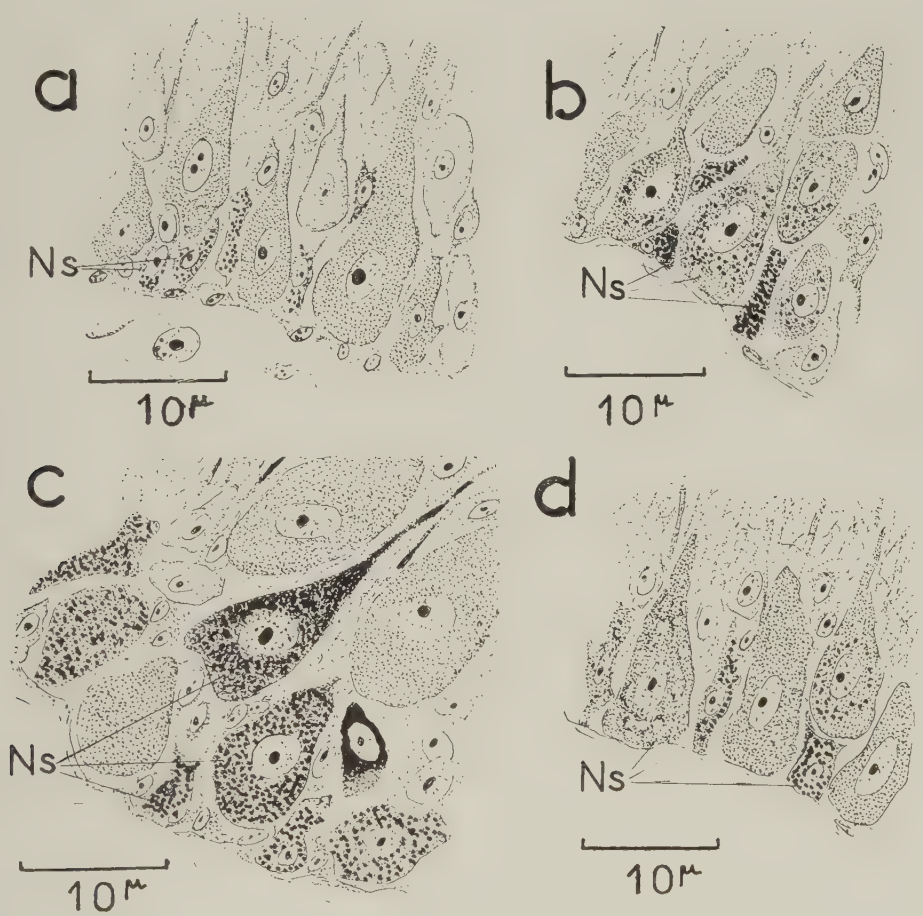


Fig. 23. — *Neurosécrétion dans les ganglions cérébroïdes de* Mytilus edulis L. a) *stade 0.* b) *stade II.* c) *stade III A.* d) *stade III B.* Ns : cellules neurosécrétrices.

Le cycle des petites cellules continue au cours du stade II et l'on peut observer diverses étapes à ement déterminé (formation de grains, réplétion, vidange). Il est donc difficile de préciser exacnt les séquences de ce cycle. Tout ce que l'on peut dire, c'est que leur activité semble augmenter urs du stade II (nombre plus grand de « petits neurones » présentant des phénomènes sécrétoires érents degrés d'évolution). Simultanément, l'activité des « grands neurones » augmente ; à la u stade II et au début du stade III, la plupart de ces cellules sont bourrées de produits de tion.

Stade III.

Les phénomènes neurosécrétoires atteignent leur maximum d'intensité pendant la durée du stade III ; ils paraissent varier en fonction des différentes séquences de ce stade.

L'activité des « petits neurones » est alors maximum. Presque tous les stades (formation et accumulation de grains, état de réplétion, figures d'évacuation axonale) peuvent alors coexister. Comme cela vient d'être précédemment signalé, l'émission du produit semble assez anarchique et il est impossible d'établir un lien entre cette activité et les différentes étapes du stade III. Mais, l'étude du comportement des « grands neurones » piriformes apporte par contre des résultats qui sembleraient suggérer un lien entre les séquences de la sécrétion et le déroulement des phénomènes sexuels. Les images cytologiques de réplétion de ces neurones sont le plus caractéristique à la fin du stade II et au début du stade III. Les grains ont alors perdu leur individualité. Dans la plupart des cellules, le produit est largement étalé ou en masses importantes : stade III A1 (fig. 22_b). L'évacuation par voie axonale se produit, soit quelque temps avant la ponte ou l'éjaculation (1 à 2 jours), soit pendant les émissions, soit au début du stade III B. Toutefois, si la plupart de ces neurones présentent cette évolution, un certain nombre de cellules qui au départ présentaient encore des grains de sécrétion de petite taille, continuent leur cycle sécrétoire. L'émission du neurosécrétat n'est donc pas générale, mais elle encadre bien la période de ponte ou d'éjaculation. Les cellules vides ont un aspect bien caractéristique. Leur cytoplasme est vacuolisé mais renferme des reliquats de produit de sécrétion. Pendant le stade III C, les cellules sont le siège de nouveaux phénomènes de neurosécrétion suivant les modalités décrites précédemment. L'accumulation du produit est maximum à la fin de ce stade et au début du stade de maturité suivant (stade III A). On peut alors mettre en évidence de nouvelles figures d'évacuation par voie axonale, affectant un certain nombre de neurones.

Après les dernières pontes ou éjaculations (stade III D), on assiste à la fin de l'évolution du cycle sécrétoire des cellules piriformes. Leur activité semble complètement s'arrêter. Par ailleurs, celle des petites cellules diminue d'intensité sans toutefois disparaître complètement, comme je l'ai indiqué, pendant la phase de repos sexuel.

4° Cycle sécrétoire (ganglions viscéraux).

Les séquences de cette activité sont beaucoup plus difficiles à déterminer. Les cellules neurosécrétrices présentent des images cytologiques qui varient d'un animal à l'autre bien que ces individus soient au même degré d'évolution sexuelle. Quoi qu'il en soit, l'activité de ces cellules rappellerait celle des « petits neurones » des ganglions cérébroïdes. Elle se ralentirait pendant la phase de repos sexuel, elle augmenterait d'intensité pendant la période de maturité sexuelle.

En conclusion, l'analyse du cycle des cellules neurosécrétrices des ganglions nerveux de *M. edulis* et *M. galloprovincialis* apporte les faits nouveaux suivants :

1° Certaines cellules (« petits neurones » des ganglions cérébroïdes, neurones des ganglions viscéraux) semblent avoir une activité presque permanente. Celle-ci serait plus intense au moment de la maturité sexuelle sans que l'on puisse encore préciser pour autant s'il existe un lien entre ces phénomènes.

2° L'activité de certaines cellules piriformes des ganglions cérébroïdes pourrait suggérer un synchronisme avec certaines étapes des phénomènes sexuels. L'accumulation du produit s'effectue pendant les phases de gamétogenèse (stade II ou stade III C), l'évacuation pouvant être mise en évidence pendant la période de maturité des gamètes (stades III A, III B).

Le déroulement de ces phénomènes est comparable à celui que j'ai signalé dans un travail antérieur (Lubet, 1955) chez *Chlamys varia*. Toutefois, chez cette dernière espèce, l'activité des cellules neurosécrétrices était plus strictement confinée pendant le cycle sexuel. De nouvelles recherches seront donc nécessaires pour savoir s'il existe un lien entre le déroulement des phénomènes sexuels et la neurosécrétion et si les observations précédentes ne sont pas dues à des coïncidences fortuites. Il sera important de préciser les modalités de la neurosécrétion de *M. edulis* dans différentes régions de son aire de répartition. Par ailleurs, des recherches de cet ordre devront être entreprises sur de nombreuses espèces de bivalves.

Les images cytologiques précédentes semblent, en effet, suggérer un lien entre le cycle sexuel, ission des gamètes et l'activité neurosécrétrice de certaines cellules des ganglions cérébroïdes. e hypothèse étant susceptible de recevoir une confirmation d'ordre expérimental, j'ai effectué ablations bilatérales de ganglions cérébroïdes ou viscéraux. J'étudierai les résultats obtenus dans chapitres différents. J'examinerai d'abord l'incidence d'ablations pratiquées à des étapes dif-ntes de l'évolution sexuelle sur le déroulement des phénomènes de gamétogenèse. Dans le cha- suivant, il sera fait état des résultats expérimentaux obtenus sur des animaux opérés au e III (incidence des ablations sur l'émission des gamètes et sur les phénomènes de restauration suivent les émissions).

Essai d'analyse expérimentale des effets produits par l'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes ou viscéraux.

Des ablations bilatérales des ganglions cérébroïdes et des ganglions viscéraux ont été prati-s, à différents stades d'évolution des gonades, sur de nombreux individus (plus de 1 500). Ces at:ons ont été effectuées sur des *M. edulis* prélevées sur la station d'Eyrac. J'exposerai d'abord echniques d'élevage et les techniques opératoires.

Techniques.

Elevage.

Bien que la moule soit un animal robuste, certaines conditions s'imposent si l'on veut que le sexuel des animaux élevés au laboratoire soit superposable à celui des individus du biotope gine. L'expérience et certains mécomptes prouvent que l'eau courante ne suffit pas à apporter antité d'aliments suffisants (pour une densité moyenne de cinq animaux par litre et pour un de 250 cm^3 par minute). Cette nutrition insuffisante provoque un ralentissement des phénomènes amétogenèse, ce qui modifie la séquence et les modalités du cycle sexuel. J'ai donc essayé orter un complément alimentaire à ces élevages et après bien des essais infructueux, j'ai retenu rysophycée *Isochrysis galbana* dont la culture sur milieu de Erd-Schreiber est relativement .. Par ailleurs, il s'est avéré intéressant d'introduire du plancton fraîchement pêché ou cer-« solutions » obtenues à l'aide de produits alimentaires commerciaux. En particulier, le lait goz », employé dans l'alimentation des nourrissons, donne entière satisfaction en solutions peu ntrées. Enfin, il est important de signaler qu'il est nécessaire, avant d'entreprendre un élevage. éparer le matériel à l'avance et de laisser aux bacs le temps d'être recouverts par une fine ule d'algues unicellulaires, surtout si l'on emploie des bacs en matière plastique.

Reparquage d'individus dans les biotopes.

Il était intéressant, à titre comparatif, de reparquer des individus normaux ou opérés, dans biotope d'origine. Les techniques employées n'ont pas nécessité un matériel très coûteux et sont ées de la pratique mytilicole. Les animaux sont entourés par du filet qui est enroulé soit sur ieux verticaux, soit sur des cordes lestées qui sont amarrées à un flotteur. Le filet ne tarde se corrompre mais les moules deviennent adhérentes grâce à leur byssus. On peut constituer les réserves d'animaux mâles ou femelles. Le sexe est repéré au moment de la maturité (on les valves et examine un fragment de gonade). Un numéro gravé sur les valves permet de l'évolution ultérieure de ces individus. Ces dispositifs ont été installés sous la jetée d'Eyrac, ation des moules reparquées étant ainsi facilement mesurable (marémètre d'Eyrac). Par ailleurs nes conditions spéciales d'élevage s'imposent pour les individus opérés. Il faut attendre, avant reparquer, que le processus de régénération de la coquille soit entamé. Il faut alors placer les ux dans des cages qui les protègent de l'action des prédateurs. Ces cages ont été confection-vec du grillage en laine de verre protégé par une couche de matière plastique (produit impu-ble). Elles sont surélevées, grâce à la présence de pieds, ce qui empêche l'accumulation de u de déjections. Elles sont déposées soit dans des buses (installées sous la jetée d'Eyrac) qui

retiennent l'eau à marée basse, soit dans un vivier flottant ancré dans le chenal du Teychan. Les individus opérés peuvent ainsi se cicatriser en toute sécurité, dans des conditions naturelles. Lorsque la coquille est complètement reconstituée, on peut alors les reparquer sur des pieux verticaux.

Techniques opératoires.

Ganglions cérébroïdes. La coquille des moules est soigneusement nettoyée avec un désinfectant (eau de mer renfermant 5 g de MnO_4K par litre) puis lavée à l'eau de mer stérilisée et séchée. A l'aide d'un trépan, on enlève (fig. 24) un croissant de coquille limité ventralement par le bord antérieur de la valve droite. Cette zone doit être située exactement au-dessus de la zone à opérer. On prend bien soin de laisser intacte la partie correspondante du manteau, aussi est-il conseillé de le décoller avec un fin scalpel, au début de l'opération.

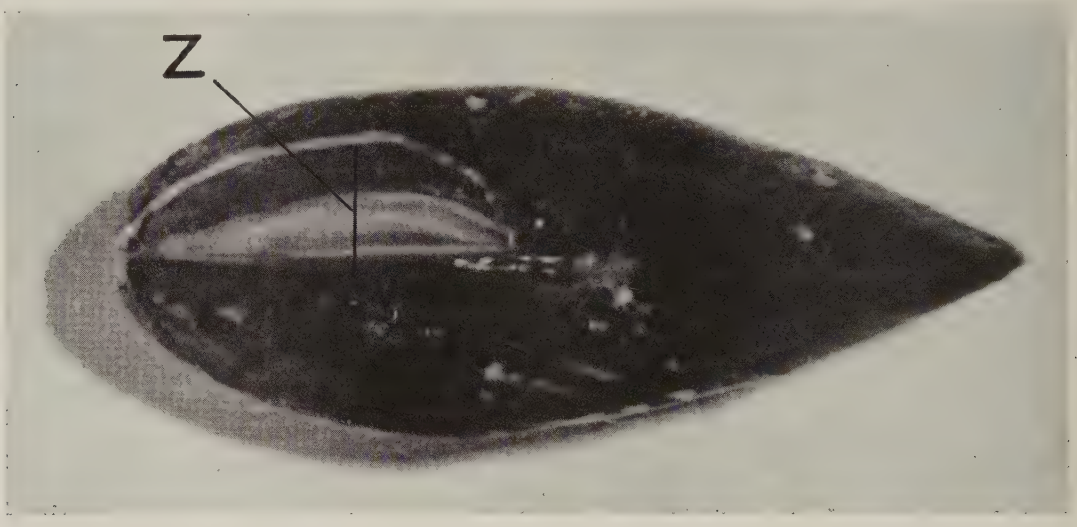


Fig. 24. — *Ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes. Vue ventrale d'un opéré (le manteau a régénéré une partie du périostracum).* Z : fraction de la valve gauche enlevée au trépan.

Les bords du manteau, dans la région ainsi dépouillée de sa coquille (1 cm de large environ), sont écartés (petits écarteurs maintenus à l'aide de tenseurs). On cale l'animal de façon à ce que la « fenêtre » opératoire soit facilement accessible. Il est recommandé, avant cette opération, d'enlever l'eau de la cavité palléale. La zone à opérer ainsi dégagée, on fend légèrement à l'aide d'un scalpel [1] (incision longitudinale) les tissus superficiels situés au-dessus des ganglions et on coupe le nerf antérieur, la commissure et les connectifs cérébro-pédieux et viscéraux. Les ganglions sont alors saisis à l'aide d'une pince fine et extirpés sans difficulté. Il est important de retirer ensuite la commissure péri-œsophagienne ; on peut soulever légèrement cette région en introduisant une fine baguette de verre dorsalement, entre les parties molles et la coquille. Le succès de cette opération dépend essentiellement de deux facteurs :

1° Il est fondamental de ne pas léser la glande digestive par une incision profonde. Des traumatismes de cet organe entraînent rapidement des nécroses qui conduisent inéluctablement à la mort des individus. Les moules constituent un matériel particulièrement favorable à ce genre d'ablation en raison de la situation superficielle des ganglions cérébroïdes, les mêmes ablations tentées chez les Pectinidés n'ont conduit qu'à des échecs.

2° On doit respecter l'intégrité des palpes labiaux, leur ablation entraînant des troubles importants de la nutrition (sous-alimentation).

(1) Les meilleurs scalpels sont constitués par une esquille de lame de rasoir enfilée à l'extrémité d'une canne de verre et maintenue par de la cire à cacheter.

Après l'ablation, la cavité palléale est à nouveau remplie d'eau de mer (stérile) et les animaux
la coquille desquels on grave un numéro) sont placés pendant 24 h dans des cristallisoirs ali-
ntés avec de l'eau de mer stérile. Passé ce délai, on commence à les irriguer avec de l'eau de mer
rée, puis au bout de plusieurs jours avec la circulation normale. Il est recommandé d'ajouter alors
complément de nourriture (*Isochrysis*). Au bout d'une dizaine à une quinzaine de jours, on assiste
a formation d'une pellicule brunâtre qui recouvre la partie dénudée du manteau. Le périostracum

Fig. 25. — *Etapes de la régénération de la coquille après ablation des ganglions cérébroïdes* a) *moules décérébrées présentant une régénération complète de la coquille (6 mois après l'opération).* b) *régénératiion du périostracum après un mois.*

reconstitue avant les couches calcaires. J'ai pu conserver des animaux opérés pendant plus d'une
ée. Chez ces derniers, la coquille était complètement reconstituée (fig. 25). Les moules sont repar-
és dans des cages ou conservées au laboratoire. Au moment de l'opération, je prélève toujours
petit fragment du manteau situé en dehors de la zone dénudée. L'état histologique des animaux
ainsi déterminé et noté sur une fiche « opératoire » sur laquelle on inscrit le numéro de l'indi-
u et les observations ultérieures. Les animaux opérés le même jour sont examinés périodiquement
élèvement de fragments du manteau, examens macroscopiques en faisant bailler les valves).

Des élevages témoins sont mis en route simultanément. Ils sont composés d'individus chez lesquels on a enlevé un fragment de coquille mais laissé subsister les ganglions. Le taux de mortalité opératoire dépend du stade où l'ablation a été effectuée. Il est plus grand pendant la période de repos sexuel ; cela provient du fait que les ganglions sont alors peu visibles à cause de la prolifération du tissu conjonctif. On est alors obligé de pratiquer, pour les localiser et les dégager, des traumatismes plus sévères que dans le cas précédent. Par contre, le taux de mortalité est faible pendant les mois d'hiver et de printemps où les ganglions sont bien visibles. Il peut s'abaisser au-dessous de 10 %.

Ganglions viscéraux. La technique opératoire est plus simple que dans le cas précédent. Elle consiste à faire bâiller les valves du mollusque en les écartant depuis l'angle postérieur ventral. Cette opération doit être menée avec beaucoup de soin pour ne pas léser le muscle adducteur postérieur (écarteur à vis). L'écartement adéquat étant obtenu, on enlève l'écarteur et l'on maintient la distance entre les valves à l'aide d'un coin de liège. Après section des connectifs, les ganglions sont extirpés à l'aide de pinces fines.

La technique d'élevage post-opératoire est celle qui vient d'être indiquée. Le taux de mortalité est comparable à celui que l'on obtient dans le cas des ablations de ganglions cérébroïdes.

b) *Résultats obtenus* (fig. 26).

Les ablations sont pratiquées à des stades successifs de l'évolution sexuelle (stades 0, I, II et III) En 1955 par exemple (tableau VIII) les dates d'ablations (ganglions cérébroïdes) ont été les suivantes : 25 août, 16 et 28 septembre, 13 et 28 octobre, 17 et 25 novembre, 8 et 20 décembre. Des expériences identiques ont été réalisées à des dates voisines en 1956. Les animaux opérés et les témoins ont été examinés périodiquement (contrôle histologique et macroscopique). Il a ainsi été possible de suivre, après l'intervention, le déroulement des phénomènes sexuels et de le comparer à celui des témoins « traumatisés » ou des individus de la station naturelle d'Eyrac.

1° Ablation des ganglions cérébroïdes.

Les résultats des différents contrôles pratiqués sur opérés et témoins sont exposés dans les tableaux VIII-IX. La séquence des phénomènes sexuels est toujours perturbée par l'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes. Les effets enregistrés semblent paradoxaux par le fait même qu'ils agissent, suivant la date de l'intervention, en sens contraire. En effet, les ablations peuvent produire, soit un retard, souvent considérable, dans le déroulement des phénomènes sexuels, soit au contraire accélérer le déroulement des dernières phases et hâter l'émission des gamètes. Pour préciser la nature des résultats obtenus, j'examinerai tour à tour les effets enregistrés sur les animaux opérés aux différents stades.

Stade 0.

Lorsque l'intervention est pratiquée chez des animaux en état de repos sexuel (25.VIII.55, 16.IX.55, 20.VIII.56), on peut constater un retard, d'environ deux mois, de la phase de multiplication des gonies et du départ de la gamétogenèse. Les follicules ne commencent à devenir apparents que vers le milieu du mois de novembre alors que chez les témoins ils commencent à s'organiser dès la mi-septembre. Il est important de signaler que les phénomènes de gamétogenèse ne revêtent jamais chez les opérés l'importance que l'on peut observer chez les témoins. Si les modalités des phénomènes cytologiques et histologiques sont comparables (voir chapitre précédent), le nombre d'acini formés est faible chez les opérés ; la multiplication des gonies ne conduit pas à un nombre important de spermatogonies ou d'oogonies comme cela se passe chez les témoins. Par ailleurs, l'évolution ultérieure des cellules sexuelles est moins rapide et, en particulier, les phénomènes de vitellogenèse sont très lents quel que soit le sexe. Les opérés n'atteignent le stade de maturité sexuelle (III A) qu'au mois de février de l'année suivante alors que les témoins ont déjà pondu à la fin du mois de décembre ou en janvier. Enfin le volume occupé par les gonades est plus faible chez les opérés — manteau peu épais — et le nombre des gamètes est réduit par rapport à ce que l'on constate chez les témoins.

L'évolution du tissu conjonctif est également différente entre les témoins et les décérébrés. nez ces derniers, la résorption des cellules adipo-granuleuses est plus lente, ainsi que la disparition s lipides. Par ailleurs, l'accumulation de glycogène constatée au cours du stade II (voir ci-dessus) ns les « vésicules de Langer » paraît ici faire défaut. Le métabolisme des réserves est donc pro-ndément perturbé, ce qui pourrait expliquer le retard du cycle sexuel et son peu d'importance.

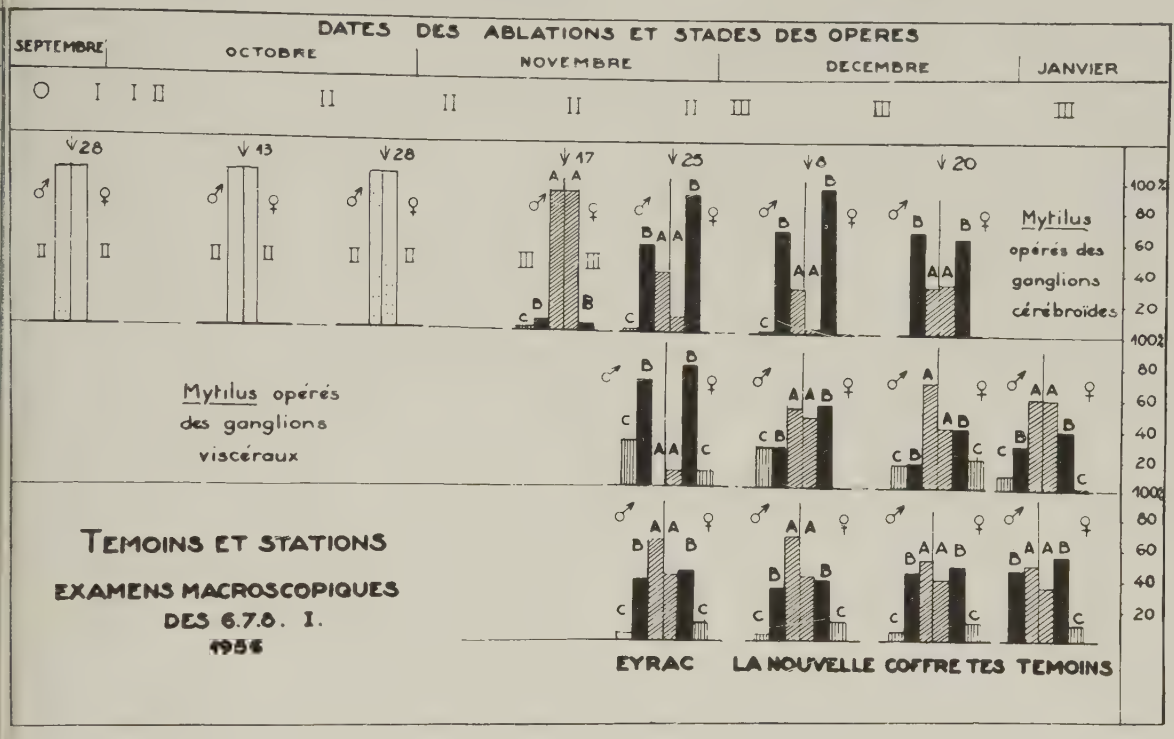


FIG. 26. — *Résultats des expériences d'ablation des ganglions cérébroïdes et viscéraux.* En ordonnées, pourcentages des différents stades (I, II, III A, B ou C) repérés dans chaque lot ; en abscisses, dates des interventions ; les témoins traumatisés ont été portés sur la ligne inférieure et groupés avec les animaux de stations-témoins : Eyrac, jetée la Nouvelle et coffre du Tès. Pointillé : stade II ; hachures obliques : stade III A ; noir : stade III B (animaux venant de pondre) ; hachures verticales : stade III C.

En conclusion, nous voyons que les animaux décérébrés présentent une maturité sexuelle retar-e par rapport au déroulement normal du cycle. L'amplitude des phénomènes de gamétogenèse est duite et le métabolisme des réserves (lipides et glycogène) modifié.

Stade I, début du stade II.

Les perturbations enregistrées précédemment sont d'autant moins importantes que le cycle xuel est plus avancé au moment de l'ablation. Si le processus de multiplication des gonies est en urs ou achevé au moment de l'opération, le retard dans l'acquisition de la maturité sexuelle est oindre que dans le cas précédent. Le volume atteint par la gonade des animaux décérébrés est a.ement plus important sans égaler pour autant celui que l'on observe chez les témoins. En 1956, r exemple, témoins et animaux des stations naturelles ont pondu à la fin du mois de décembre. s animaux opérés fin septembre et début octobre n'ont émis leurs gamètes qu'à la fin du mois ;anvier. Le retard, identique dans les deux sexes, est réduit ici à un mois alors qu'il atteignait ux mois dans le cas des animaux opérés en période de repos sexuel. L'examen cytologique révèle core qu'il n'y a pas de différences entre les modalités de la gamétogenèse chez les décérébrés et témoins, les processus sont toutefois plus longs chez les opérés et le nombre des gamètes formés

réduit. Ces différences deviennent de plus en plus faibles à mesure que la date d'opération est plus tardive (début du stade II) et presque nulles au début du mois de novembre (exemple : opérations du 17.XI.56).

Fin du stade II, stade III A.

Lorsque les ablations sont pratiquées dans la phase terminale du stade II (fin de la vitellogenèse, spermatogenèse et spermiogenèse) les résultats obtenus sont complètement opposés. Il semble que l'on se trouve en présence, à la fin du mois de novembre, d'une « *zone critique* » (Eyrac). L'examen cytologique révèle que le matériel n'a pas encore atteint sa maturité sexuelle. Chez les femelles, la plupart des oocytes ont leur taille définitive mais l'on trouve encore des oocytes en cours de vitellogenèse. Chez les mâles les spermatozoïdes formés ne sont pas encore fonctionnels et il existe dans les acini de nombreuses spermatides et des spermatocytes. Par ailleurs, ces animaux sont parfaitement réfractaires aux stimuli qui déclenchent, chez les animaux mûrs, la ponte ou l'éjaculation.

J'ai constaté que les animaux opérés pendant la fin du stade II émettaient leurs gamètes avant les animaux témoins ou ceux des stations naturelles soumises à des conditions hydrologiques identiques (Eyrac). Les contrôles des 6-8.I.1956 (tableau VIII) établissent clairement ce fait. Les animaux opérés avant le 17.IX.55 sont encore immatures, ceux qui ont subi l'ablation après la « *zone critique* » présentent des stades de vidange des gonades de plus en plus importants jusqu'au 8.XII.1955 (stade III A). Par ailleurs, le pourcentage des émissions chez ces opérés (après le 17.IX.55) est plus important que celui constaté chez les témoins, les pontes ou les éjaculations étant plus précoces chez les premiers que chez les derniers. Les chiffres exposés, qui sont tirés du tableau IX, mettent en évidence ces phénomènes.

Pourcentage des *Mytilus* opérés et témoins ayant émis leurs gamètes (examen des 6-8.I.1956)

Sexe	Opérés					Témoins	Eyrac
	Dates des opérations						
	Avant le 17.XI.1955	17.XI	25.XI	8.XII	20.XII		
Mâles	0 %	8 %	60 %	70 %	68 %	40 %	44 %
Femelles	0 %	9 %	90 %	96 %	66 %	49 %	57 %

Pour interpréter ces résultats, il est indispensable de connaître le déroulement normal des phénomènes sexuels chez les témoins et les animaux de la station d'Eyrac. Pendant la deuxième quinzaine du mois de novembre, les phénomènes de gamétogenèse touchaient à leur fin (stade II) et la maturité sexuelle était atteinte pendant la première semaine de décembre (stade III A 1). Des expériences de stimulation ont alors montré (témoins) que les animaux étaient excitables (stimuli externes) et susceptibles d'émettre un petit nombre de gamètes. Par ailleurs, l'étude parallèle des stades « macroscopiques » des individus de la station d'Eyrac a permis de situer cette ponte entre les 10 et 15 décembre.

Le matériel opéré avant le 10.XII était donc d'autant plus près de la maturité sexuelle que les dates des interventions étaient plus rapprochées du 10.XII. Les moules opérées après cette date pouvaient avoir effectué une faible émission de gamètes. L'examen cytologique de ces individus, au moment de l'opération, a toujours montré qu'il existait des phénomènes de gamétogenèse en cours (oogenèse ou spermatogenèse), bien que les gonades renferment un grand nombre de gamètes apparemment mûrs.

Enfin, une deuxième ponte plus importante affectant un peu moins de la moitié de la popula- n se situe chez les témoins (et les individus de la station d'Eyrac) au début du mois de janvier rs les 3, 4 et 5.I.56).

Ces précisions, concernant l'état cytologique des opérés, au moment de l'intervention, et le oulement normal des phénomènes sexuels permettent de dégager les faits suivants :

1° Lorsque la date de l'ablation est située entre les 17.XI.55 et 8.XII.55, le nombre d'animaux nt émis leurs gamètes (contrôle des 6-8.I.56) est d'autant plus fort que la date d'ablation est s rapprochée du 8.XII. Les pourcentages obtenus chez ces animaux dépassent de 30 à 40 % ui que l'on peut mettre en évidence chez les animaux des stations naturelles. En conclusion, tiquée à la fin de la gamétogenèse (fin du stade II, stade III A1) l'ablation bilatérale des gan- ns cérébroïdes favorise l'émission des gamètes par rapport au déroulement normal des pontes éjaculations que l'on peut mettre en évidence chez les témoins. Des observations réalisées en oratoire sur opérés et témoins montrent que les premiers sont plus précoces que les derniers pour nission et que, par ailleurs, la quantité de gamètes émis (oocytes) est plus importante chez les ules décérébrées (chaque animal est placé dans un cristallisoir individuel).

2° Lorsque l'ablation est effectuée après une émission (même peu importante), l'amplitude des nomènes observés chez les décérébrés est moins importante que dans le cas précédent. Toutefois, ourcentage des émissions observées chez les opérés reste supérieur en moyenne de 20 % à i que l'on met en évidence chez les témoins (exemple : le 20.XII.1955). L'ablation favorise donc encore l'émission des gamètes mais cette action semble inhibée lorsque la gonade est le siège phénomènes de restauration (gamétogenèse).

3° Les examens des 6-8.I.1956 montrent que le nombre des stades de restauration (stade III C) ervés chez les opérés (1 à 2 %) est toujours très faible par rapport à celui des témoins qui peut indre jusqu'à 49 %. En conséquence, si l'ablation pratiquée avant l'émission favorise le départ gamètes, il semble au contraire que les animaux opérés aient alors du mal à entreprendre une velle phase sexuelle (stade de restauration). L'étude des résultats obtenus sur des animaux opérés ifférentes étapes du stade III nous permettra, au cours du chapitre suivant, de préciser et de firmer ces notions. Nous verrons que les résultats des interventions sont assez différents. Prati- e sur des animaux en fin de gamétogenèse (fin du stade III C, stade III A1 ou A2), l'ablation e la maturité des gamètes et avance la date des émissions ; pratiquée pendant les stades III B III C, elle retarde au contraire le déroulement normal des phénomènes de gamétogenèse et éloi- considérablement l'acquisition de la maturité sexuelle (stade III A suivant). Les résultats obte- en ce cas sont superposables à ceux que j'ai précédemment mis en évidence lorsque les abla- s étaient pratiquées lors des stades 0, I ou II.

Evolution ultérieure des opérés.

Les interventions ont été effectuées entre le mois d'août et le mois d'avril de l'année suivante, t-à-dire pendant la durée du cycle sexuel. Il était intéressant de suivre le comportement des opé- pendant un temps assez long, environ une année. Malheureusement, après l'émission (ou les ssions) de gamètes, les opérés sont considérablement affaiblis et l'on constate alors un taux z élevé de mortalité. Toutefois, j'ai pu garder en vie, pendant une année, une cinquantaine dividus.

Après l'émission qui suit la longue phase de restauration chez les décérébrés (voir ci-dessus e III), on assiste, comme chez les témoins, à des phénomènes de remaniements des gonades assi- bles au stade III D. Mais les follicules ne subissent pas le tassement que l'on observe chez les oins. Par ailleurs, le tissu conjonctif se développe mal et les cellules restent très grêles. Les rves accumulées ne sont jamais importantes (peu de lipides et absence de glycogène). La phase restauration de la gonade est très longue. Le manteau est transparent pendant les mois d'été à partir d'octobre il devient alors plus épais et le tissu conjonctif commence à se développer que la quantité de lipides décelable histochimiquement dans les cellules adipo-granuleuses soit importante. Au mois de novembre, quelques follicules commencent à s'organiser mais ces phé- ènes cytologiques ne revêtent jamais l'ampleur de ceux que l'on peut observer chez les témoins. processus de vitellogenèse sont également plus lents et il faut attendre la fin du mois de jan- ou le début de février pour trouver des individus capables d'émettre quelques gamètes.

Discussion.

Ces résultats sont encore insuffisants pour pouvoir formuler autre chose que des hypothèses de travail bien que les expériences des années 1956 et 1957 apportent des faits identiques. On peut toutefois déduire des expériences précédentes divers faits nouveaux.

1° Lorsque les ablations sont effectuées pendant le stade de repos sexuel, l'acquisition de la maturité sexuelle est retardée, les phénomènes de gamétogenèse sont peu importants.

2° Le retard subi à la suite de cette opération est d'autant plus faible que l'on est plus près de la fin des phénomènes de gamétogenèse.

3° A la fin du stade II (ou du stade III C) et pendant le stade III A les ablations entraînent au contraire l'accélération de la maturité sexuelle et de ce fait l'émission des gamètes.

On ne peut encore dire si les cellules neurosécrétrices ont un rôle direct sur les phénomènes sexuels. Il est en effet impossible de pratiquer l'ablation élective des régions qui contiennent ces cellules. Par ailleurs l'ablation bilatérale des ganglions entraîne des perturbations certaines en dehors de celles qui sont directement provoquées par l'absence du produit de neurosécrétion. Des troubles dans la nutrition ou dans le métabolisme pourraient effectivement provoquer un retard dans le déroulement de la gamétogenèse.

Après la discussion des résultats exposés au cours du chapitre suivant, je formulerai quelques hypothèses provisoires pouvant rendre compte de l'action des ganglions cérébroïdes.

2° Ablation des ganglions viscéraux.

Les opérations pratiquées sur des animaux aux stades I et II ne semblent pas apporter de changements aux modalités et aux séquences du cycle sexuel. Par contre les ablations effectuées à la fin du stade II et au début du stade III donnent des résultats assez difficiles à interpréter. Le tableau ci-après donne les pourcentages d'animaux aux différents stades (opérés et témoins) lors de l'examen des 6-8.II.56. Ces résultats sont résumés dans la figure 26.

Examens des 6-8.II.56

	Date des opérations	Mâles %			Femelles %		
		Stades			Stades		
		III A	III B	III C	III A	III B	III C
Opérés	25.XI.55 - Stade II (fin)	0	70	30	10	80	10
	8.XII.55 - Stade II (fin)	50	22	22	47	52	1
	20.XII.55 - Stade III	69	16	15	41	40	20
	3.I.56 - Stade III	61	30	9	60	39	1
Témoins (Eyrac)	6-8.II.56	56	40	4	43	43	14

Nous verrons ultérieurement que l'ablation des ganglions viscéraux pratiquée au stade III A retarde l'émission des gamètes, d'un délai assez variable, sauf lorsque l'animal se trouve au « *stade instable* » (voir chapitre IV).

Ces résultats montrent que lorsque l'ablation est faite à la fin du stade II, avant la période de maturité sexuelle (fin novembre) les émissions s'effectuent normalement au début de janvier.

mme chez les témoins. Le pourcentage des animaux opérés ayant frayé est alors plus important e pour les *Mytilus* des stations naturelles. Ceci rappelle les résultats obtenus avec les moules cérébrées aux mêmes dates (fin novembre).

Par contre, le pourcentage des animaux opérés des ganglions viscéraux et qui ont frayé les 3.I.56 diminue (fig. 26) assez considérablement en fonction du temps qui sépare l'ablation de la de la maturité sexuelle (décembre 1955).

Les animaux opérés fin décembre ou début janvier présentent alors un pourcentage d'individus ant pondu ou éjaculé plus faible que les témoins.

- INCIDENCES EXTERNES AYANT UNE INFLUENCE PROBABLE SUR LE DEROULEMENT DES PHENOMENES SEXUELS.

J'ai montré, au cours du chapitre précédent, que la durée des phénomènes sexuels était susceptible de présenter des variations importantes en fonction de l'habitat. En particulier, la période de roduction (stade III) est plus longue chez les animaux des stations franchement océaniques sses, jetée de Capbreton) que chez les individus des différents biotopes de l'est du bassin d'Arhon (Eyrac, Tès).

Il était intéressant de se demander si ces variations étaient provoquées par les changements des teurs biotiques différenciant les stations. Ce problème a été abordé par deux voies différentes.

1° *Par la méthode « écologique » :* j'ai repéré soigneusement les variations, pour chaque bio-e. des facteurs hydrologiques pendant les années 1955, 56 et 57 ; les courbes saisonnières de temature et de salinité sont tracées à partir de ces résultats (tableaux I et II).

La confrontation pour diverses stations des différences enregistrées dans le comportement sexuel des variations de température et de salinité permettra de formuler certaines hypothèses.

2° *Par la méthode expérimentale :* des travaux récents ont montré que certaines conditions spées d'élevage entraînaient des modifications dans la séquence et la durée du cycle sexuel. Loosanoff 49, 1952) chez *Gryphæa virginica* et *Venus mercenaria*, Loosanoff et Davis (1952) chez *Gryea virginica* ont réalisé des élevages soumis à une température constante (plus élevée que celle des ements naturels pendant les mois d'hiver) et abondamment nourris (Flagellés et Chrysophycées de ure). Les bivalves présentaient une maturation plus rapide des gamètes, ce qui permettait d'obtedes gamètes viables presque toute l'année.

J'ai réalisé des expériences différentes de celles de Loosanoff en soumettant des moules dont le ré d'évolution sexuelle était connu à des changements thermiques ou à des changements du régime nentaire.

- Constatations d'ordre écologique.

Variations de la salinité.

Les différentes stations du bassin d'Arcachon ont des salinités assez voisines (sauf la station de nprian) pendant les mois d'été, c'est-à-dire pendant la période de repos sexuel. Celles-ci sont prises entre 34 ‰ pour les stations océaniques et 32 à 33 ‰ pour les stations d'Arcachon rac). Pendant les mois d'hiver et de printemps, on assiste au contraire à de grandes variations e les salinités des stations des passes (32 à 33 ‰) et celles d'Arcachon (Eyrac) ; elles peuvent ndre très bas, la région est du bassin devenant saumâtre. On constate alors (fig. 19) que les vidus des différentes stations se trouvent tous au stade III. Pendant les mois où les différences salinités sont les plus accusées entre les biotopes océaniques et les biotopes de l'est du bassin (janfévrier, mars, avril), les animaux présentent le même degré d'évolution sexuelle (stade III). Penles mois où elles sont très faibles (juin, juillet, août, septembre, octobre) on constate par contre

des différences assez sensibles : la longueur de la période de repos sexuel est plus courte chez les animaux des stations océaniques.

En conclusion, ces différences de comportement ne sauraient donc être imputées à l'influence directe de la salinité. Nous avons vu par ailleurs que les moules (*M. edulis*) supportaient de grandes variations de salinité puisque les limites létales salines étaient situées respectivement aux environs de 4 à 5 ‰ et de 60 ‰.

Si les différences de comportement (durée du stade III, du stade 0) ne semblent pas être provoquées par des variations de salinité, il se pourrait que la composition chimique de l'eau de mer ait un rôle direct ou indirect sur ces phénomènes. En effet, Espil (1934) a montré que la composition de l'eau de mer n'était pas exactement la même dans le bassin et dans l'océan (golfe de Gascogne). Cet auteur a mis en évidence une teneur plus importante de l'eau du bassin en potassium et il attribue cette particularité à la présence de riches herbiers de *Zostera marina* et *Z. nana*. Par ailleurs, la quantité de matières organiques dissoutes ou en suspension dans l'eau est toujours plus forte dans le bassin.

b) Variations saisonnières de la température.

Les expériences de Loosanoff prouvent qu'une élévation de température, pendant les mois d'hiver, augmente la durée du cycle sexuel chez *Gryphæa* (*Crassostrea*) *virginica*. Le comportement sexuel de *Mytilus edulis* ne saurait être comparé à celui de cette espèce. En effet le cycle sexuel des moules peut se dérouler normalement pendant les mois d'hiver lorsque la température des eaux est suffisamment élevée : régions méridionales de l'aire de répartition. Les observations d'ordre écologique permettent de constater les faits suivants :

1° La longueur de la période de reproduction de *Mytilus edulis* L. (stade III) est fonction de la latitude. Elle est plus grande chez les animaux vivant dans les régions méridionales de l'aire de répartition (côtes du sud-ouest de la France, de l'Espagne et du Portugal).

2° Lorsque les stations sont réparties dans le même secteur (cas des stations des côtes du sud-ouest de la France) la longueur du stade III est d'autant plus importante que les animaux sont situés dans des zones plus océaniques. Dans ce cas, l'examen des températures montre que les animaux des stations océaniques sont soumis à des conditions thermiques plus stables que ceux des zones saumâtres du bassin d'Arcachon (grands écarts entre les températures hivernales et les températures des mois d'été).

3° La fin du cycle sexuel semble coïncider avec le réchauffement des eaux précédant l'été. L'apparition du stade III D (arrêt des phénomènes de gamétogenèse) se produit pour toutes les stations à des dates très rapprochées (fin mai - début juin). Les températures sont comprises entre 16 et 18° C.

4° La durée du stade de repos sexuel (stade 0) est d'autant plus brève que la température des eaux est moins élevée pendant les mois d'été. En effet, les stations océaniques sont baignées par des eaux dont la température excède rarement 19-20°, celles du bassin par des eaux beaucoup plus chaudes (au-dessus de 20° en juillet, août et pendant la première quinzaine de septembre).

5° Le départ du cycle sexuel suivant (stade I : multiplication des gonies) est plus précoce chez les animaux des stations océaniques (août) que chez ceux de l'est du bassin (mi-septembre). Il est intéressant de constater que dans les deux cas, ces phénomènes de gamétogenèse démarrent lorsque la température des eaux est inférieure à 20° C.

Discussion. L'exposé de ces faits semble montrer un lien direct entre la température et la longueur du cycle sexuel. La constance des conditions thermiques dans les zones océaniques se traduirait alors par un allongement du stade III. La température aurait donc une action superposable à celle que Loosanoff a mise en évidence expérimentalement chez *Gryphæa virginica*. L'étude comparée de la durée de la période de reproduction (stade III) en fonction de la latitude montre que les cycles les plus longs se rencontrent dans les régions de l'aire de répartition où la température moyenne annuelle des eaux est la plus forte (côtes du sud-ouest de la France, de l'Espagne et du Portugal). On constate, dans ces régions, des pontes hivernales (janvier, février, mars) lorsque la température des eaux dépasse

C (ce qui est évidemment réalisé pour les biotopes océaniques). Par ailleurs, les dernières pontes t lieu en mai-juin, alors que dans les régions nordiques (Angleterre, Hollande, Danemark) les pon- s'étalent entre la fin du printemps et la fin de l'été On peut émettre alors l'hypothèse suivante : températures supérieures à 18° inhiberaient le déroulement des phénomènes sexuels et modifie- ent la nature du métabolisme. Les animaux entreraient alors dans une phase de repos sexuel. Si te supposition était exacte les animaux des stations nordiques ne connaîtraient alors pas de phase repos sexuel puisque la température estivale des eaux dépasse rarement 18°. Or, il n'en est rien isque DANIEL (1923), CHIPPERFIELD (1953) ont montré que la phase de repos sexuel (stade 0) avait ectivement lieu (Angleterre) en septembre et octobre où les températures sont inférieures à 18° C.

Si le départ du stade 0 paraît coïncider à peu près partout avec des températures comprises entre et 18° C, on voit mal par ailleurs le rapport entre la température et la durée du stade de repos uel. J'ai signalé que ce stade était réduit chez les animaux des stations océaniques et important us de deux mois) chez les moules de l'est du bassin (Eyrac). Dans le premier cas la température yenne des mois d'été ne dépasse pas 19-20°, dans le second, elle excède souvent 22° C. Ces faibles férences thermiques ne peuvent expliquer ces variations. En effet, la durée du stade de repos sexuel Plymouth (CHIPPERFIELD) rappelle celle que j'ai indiquée pour les moules d'Eyrac (Arcachon). Or température des eaux à Plymouth en septembre et octobre (stade 0) est inférieure à 17° C. La ée du stade 0 ne semble donc pas être sous l'influence directe de la température. Comme des dif- ences de salinités et de zonation ne pouvaient pas plus être mises en cause, il était légitime de rcher du côté des facteurs de nutrition (composition qualitative et quantitative du phytoplancton).

Variations saisonnières dans la composition du phytoplancton.

Des prélèvements de plancton ont été effectués, dans différentes stations du bassin, pendant plu- rs années. Je reprendrai les résultats principaux qui avaient fait l'objet de publications antérieu- (LUBET, 1955, 1956). Les prélèvements sont effectués soit avec un filet (étude qualitative), soit par es d'eau à la bouteille à renversement (étude quantitative). Dans ce dernier cas, une quantité viron 10 litres est recueillie puis formolée. On laisse sédimenter les organismes en suspension. ur comparer entre elles les densités relatives des différentes populations, j'ai utilisé une méthode ginale moins précise que celle d'Utermohl-Nielsen (densité par unité de volume) mais plus rapide. résultats sont exprimés en « *taux relatifs de fréquence* » indiquant le pourcentage « *relatif* » de que groupe ou espèce, non dans l'échantillon recueilli, mais ramené au plus fort volume de planc- que l'on peut obtenir au cours du cycle saisonnier. (Pour l'exposé de cette méthode, se reporter on travail antérieur, LUBET, 1953[c].)

Les résultats de ces recherches ont été réunis pour les années 1951-52-53 dans le tableau X. Les phiques de la figure 27 montrent que la courbe qui représente les variations globales saisonnières a fréquence relative du phytoplancton présente toujours deux maxima. Le premier est situé pen- t les mois de printemps (avril, mai et juin), le second au début de l'automne (septembre et octo-). Le premier est dû à la pullulation brusque des Péridiniens (*Ceratium* sp., *Noctiluca*) et de cer- es espèces de Diatomées pélagiques (*Chætoceros* sp., *Coscinodiscus* sp.) ou néritiques (*Guignar- flaccida* CASTR., *Nitzschia seriata* CLEVE, *Rhizosolenia alata* BRIGHTW., *R. stolthefothii* H. et PERAGALLO, *Melosira borreri* GREV., *Thalassionema nitzchioïdes* GRUN.). Pendant les mois d'été, hytoplancton reste important mais sa composition qualitative change considérablement par la dis- tion des Péridiniens et la prédominance des *Rhizosolenia* (surtout de *R. stolthefothii*). En automne, econd maximum enregistré est presque uniquement dû aux Diatomées et il faut signaler qu'aux nes pélagiques néritiques s'ajoutent de nombreuses formes benthiques qui se trouvent accidentel- ent dans le plancton et sont entraînées par les violents courants de marées et les brassages dus fréquentes tempêtes du début de l'automne. En hiver, la quantité de Diatomées diminue, les *Bid- phia* dominent alors.

Il est assez curieux de constater que les changements importants du métabolisme chez *Mytilus is* (stations benthiques du bassin) se situent justement pendant les périodes où les taux relatifs de uence du phytoplancton sont au maximum (printemps et automne). En particulier, la brusque mentation du taux des graisses et du glycogène coïncide avec le maximum de printemps (mai-juin). stades III D et 0 pourraient donc être directement provoqués par un brusque accroissement des

métabolites mis à la disposition de l'animal. Ce changement de métabolisme provoquerait l'arrêt des phénomènes sexuels. Toutefois il n'est pas impossible que l'augmentation brusque de température, en mai et juin, contribue également à cet arrêt en inhibant les processus de gamétogenèse.

L'abondance du phytoplancton pendant les mois d'été explique également l'intensité des phénomènes de synthèse (accumulation de graisses et de glycogène). Le départ des phénomènes de gamétogenèse (stades I et II) semble correspondre, pour les stations du bassin, au second maximum des taux de fréquence du plancton.

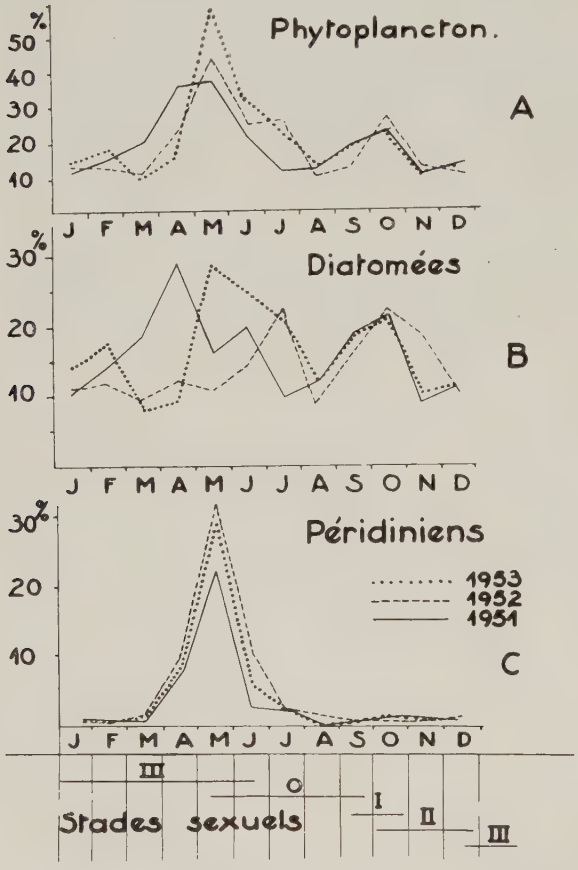


Fig. 27. — *Variations quantitatives du phytoplancton du bassin d'Arcachon (Eyrac) pendant les années 1951, 1952, 1953.* Les pourcentages indiqués en ordonnées représentent des taux relatifs de fréquence (Lubet, 1953).

Pendant les mois d'hiver, la nourriture phytoplanctonique est pauvre et surtout constituée de Diatomées (*Biddulphia*). J'ai indiqué précédemment que pendant cette période de l'année on pouvait mettre en évidence les plus faibles teneurs en lipides et en glycogène. Par ailleurs les phénomènes de métabolisme, malgré la faible température des eaux, gardent une certaine valeur. En effet la gonade reste le siège d'activités gamétogénétiques et Schlieper (1958) indique que la consommation d'oxygène par les branchies est plus forte dans l'eau saumâtre (15 ‰) que dans l'eau de mer (30 ‰). Or, c'est évidemment pendant les mois d'hiver que les animaux du bassin subissent les plus faibles salinités. Ces considérations permettent d'expliquer la diminution importante des glucides et lipides pendant les mois d'hiver. Il serait donc séduisant de penser que le déroulement des différentes phases du cycle sexuel pourrait être sous la dépendance des variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton. Si l'on conçoit aisément le lien qui peut exister entre quantité de nourriture et métabolisme, l'aspect qualitatif du problème reste plus obscur.

L'étude du contenu stomacal des moules apporte cependant quelques notions intéressantes. Des recherches sur ce sujet ont été effectuées par Fox (1936), Coe et Fox (1942, 1943, 1944) et par Verwey (1952). Ces auteurs ont pu identifier les différents constituants du contenu stomacal des moules (Péridiniens, Diatomées, Flagellés, sperme, œufs d'invertébrés marins et même de fines particules de matières organiques). Toutefois, certains éléments semblent pouvoir être absorbés électivement. Fox (1936) a montré que les Péridiniens dominaient dans le contenu stomacal de *Mytilus californianus* Conrad (94,7 % de Péridiniens contre 2,6 % de Diatomées). Or, l'étude de la répartition de ces constituants dans l'eau de mer montrait que les proportions étaient inversées : 97,6 % de Diatomées contre 2,4 % de Péridiniens.

On peut alors formuler les hypothèses provisoires suivantes :

1° Cette observation de Fox jointe à la constatation que les Péridiniens pullulent, dans le bassin d'Arcachon en avril et mai, permet de mieux comprendre l'importance de cet apport alimentaire. Ceci pourrait partiellement expliquer les changements observés dans le métabolisme (abondance des métabolites, apport d'éléments nouveaux) pendant le mois de mai. Par ailleurs, en septembre, la composition du phytoplancton changeant totalement (dominance des Diatomées), la modification de

mentation jointe à un refroidissement des eaux pourrait entraîner des changements dans le méta-sme qui auraient pour conséquence de provoquer le départ de la gamétogenèse. Dans les stations a Manche étudiées par CHIPPERFIELD (Plymouth), on peut retrouver des phénomènes identiques. pullulation maximum des Péridiniens (JOHNSTONE, SCOTT et CHADWICK, 1924) se situe également dant la fin du stade III et au début du stade de repos sexuel (fin juillet, août et septembre).

Il semble donc exister un lien entre l'apparition de la phase de repos sexuel (accumulation de rves) et les modifications alimentaires entraînées par la pullulation des Péridiniens.

2° J'ai pu mettre en évidence des variations qualitatives et quantitatives entre la composition lancton des zones océaniques et celle des biotopes du bassin. Pour ces derniers, la séquence des tions saisonnières a été précédemment exposée. Les régions océaniques présentent également les ma observés dans le bassin (printemps et automne) mais le taux relatif de fréquence des Péri-ns (à l'exception des Noctiluques) reste toujours très important alors que celui des Diatomées elativement plus faible. Ces différences pourraient alors expliquer, dans une certaine mesure, les tions dans la séquence et la durée des phénomènes sexuels mises en évidence entre les popula-océaniques et celles du bassin. La constance des facteurs de température et de salinité, la pré-e d'une abondante nourriture riche en Péridiniens pourraient provoquer, dans les biotopes océa-es, l'étalement de la période de reproduction (stade III). La difficulté de distinguer nettement ades 0, I et II (début) pourrait également tenir au fait que les changements métaboliques n'ont l'importance de ceux que l'on peut mettre en évidence chez les animaux des stations du bassin ui seraient sous la dépendance des variations saisonnières du plancton.

Recherches expérimentales.

Deux séries d'expériences ont été réalisées. Dans les unes, les animaux sont soumis à des éléva-de température, dans les autres les moules sont sous-alimentées.

nfluence d'une élévation de température.

Technique des expériences. Deux lots de moules d'une centaine d'individus sont répartis dans bacs. La température du premier est celle du biotope d'origine (Eyrac), celle du second *est enue grâce à un thermostat à environ 5° C au-dessus de celle du premier.* La nourriture est létée (bien que ces bacs soient irrigués par de l'eau de mer « courante ») par l'adjonction de sophycées.

On étudie parallèlement l'évolution histologique et histochimique des deux séries. Tous les huit une dizaine d'individus de chaque série sont prélevés. Les lipides sont mis en évidence par la tion au bleu BZL après fixation au formol salé et coupes à congélation, le glycogène par la réac-le Bauer (et contrôle à la salive), après fixation au liquide de Gendre. Des examens cytologiques ations de Unna-Pappenheim et de Feulgen) complètent ces tests comparatifs.

Résultats. Les résultats diffèrent en fonction du stade de départ.

1° Stade 0. Dans les expériences réalisées, une augmentation de température de 5° C (les ratures restent au-dessus de 22°) semble reculer l'apparition du stade de multiplication des s. L'apparition du stade I chez les témoins peut être repérée pendant la deuxième moitié de sep-e ($t = 18°$ C) ; chez les individus chauffés il faut attendre la fin du mois d'octobre pour que onstate le départ de la gamétogenèse. La température du bac « chauffé » est alors de 19° environ.

es hautes températures semblent donc prolonger la durée du stade 0 et il faut que les tempéra-descendent au-dessous de 19° pour que l'on constate l'apparition du stade I.

Lorsque les phénomènes sexuels sont amorcés (stade I), l'élévation de la température paraît traire accélérer les modalités des stades I et surtout II. Des animaux mis en expérience en octo-tade II au départ) et maintenus à une température de 17° en novembre sont mûrs dans la me quinzaine de ce mois alors qu'il faut attendre le milieu de décembre chez les témoins.

Le métabolisme des réserves (lipides, glycogène) est alors affecté : l'examen histochimique révèle une diminution des lipides dans les cellules adipo-granuleuses.

Le glycogène disparaît des vésicules de Langer. Chez les femelles, les oocytes s'accroissent plus rapidement (enrichissement en protides, gouttelettes lipidiques) ; chez les mâles les acini sont remplis de spermatozoïdes. Les modalités de ces phénomènes sont identiques à celles décrites précédemment (gamétogenèse) mais ici le déroulement est beaucoup plus rapide.

3° Des expériences effectuées sur les différents stades III montrent que l'action des élévations de température est plus complexe. En effet, pour des animaux très voisins de la maturité (III A1) ou mûrs (III A2) et réceptifs aux stimuli externes du milieu, une variation des conditions thermiques peut avoir une double action :

a) Des changements lents de température (élévation) ne déclenchent pas la ponte ou l'éjaculation mais semblent hâter la maturation des gamètes chez des animaux près de la maturité (stades III CA1 et III A1). Pendant la phase de restauration de la gonie (stade III C) ces phénomènes sont identiques à ceux que nous avons observés précédemment au stade II, pour lequel une élévation de température hâte les processus de gamétogenèse. Ces expériences ne font que confirmer ce que nous avions déjà constaté : après les pontes d'hiver la durée du stade III C est toujours beaucoup plus longue que pendant les mois de printemps.

b) Les changements brusques de température déclenchent la ponte ou l'éjaculation chez des animaux mûrs et excitables : stade III A2, phase « instable ».

En conclusion, cette étude expérimentale apporte les faits nouveaux suivants :

1° la durée du stade 0 semble être augmentée par des températures supérieures à 22° ;

2° le départ des phénomènes de gamétogenèse est favorisé par un abaissement de la température au-dessous de 20° ;

3° une élévation de température accélère le déroulement des phénomènes de gamétogenèse (stade II ou III C) ; on observe simultanément la disparition plus rapide des lipides et du glycogène du tissu conjonctif ;

4° une brusque élévation de température provoque l'émission des gamètes chez les animaux mûrs.

Enfin, bien que ces notions n'aient pu être précisées, il est probable que certaines étapes importantes (fin du stade III, stade I) sont sous la dépendance de limites thermiques.

b) Influence de la nutrition.

Techniques expérimentales. Des animaux ont été placés à différents stades dans des bacs alimentés par un très faible courant d'eau. La quantité de phytoplancton apportée par ce dispositif est insignifiante.

Résultats. Quelques observations montrent que, contrairement à ce qui se passe chez certains animaux (DURCHON, 1952 : *Perinereis cultrifera*), le jeûne n'accélère pas mais retarde l'acquisition de la maturité sexuelle. Dans certains cas, elle subit un retard considérable.

1° Stade 0. — Les animaux mis dans ces bacs en août présentent en octobre des traces de gamétogenèse, en novembre l'examen histologique révèle que la gamétogenèse est au début au stade II. En décembre et janvier le manteau reste très mince, le nombre de gamètes formés est insignifiant.

2° Stades I et II. — Comme dans le cas précédent la gamétogenèse est retardée, les animaux ne présentent aucun gamète mûr au début du mois de janvier. L'épaisseur du manteau (volume de la gonade) est considérablement réduite par rapport aux élevages témoins.

3° Stade III. — Les animaux mis dans les bacs après la première ponte du printemps (fin mars) présentent une phase de restauration de la gonade exceptionnellement longue (stade III C). Elle dure jusqu'au mois de mai et parfois de juin. Les phénomènes de gamétogenèse sont donc considérablement retardés, beaucoup plus que dans le cas des stades I et II. Ces derniers stades possèdent encore

réserves qui sont réutilisées lors des processus de gamétogenèse. La deuxième émission de nètes s'effectue d'une façon incomplète, un certain nombre de gamètes restant dans les acini de onade pendant les mois d'été.

Chez ces animaux, il n'y a jamais de période de restauration et d'accumulation de réserves de 0). Les gamètes semblent se lyser vers le début du mois de septembre ; le manteau devient alors transparent. Les follicules de la gonade y subsistent cependant mais le tissu conjonctif ne s'est chargé de réserves.

Le processus de gamétogenèse semble toutefois reprendre en novembre sans qu'il y ait eu de le 0 pendant les mois d'été.

NCLUSIONS DU CHAPITRE III.

Les principaux résultats exposés au cours de ce chapitre mettent en évidence les faits suivants :

1° Au cours du cycle annuel, le tissu conjonctif de *Mytilus edulis* L. est le siège d'importants aniements morphologiques et biochimiques. L'accumulation des réserves lipidiques et glucidiques ectue dès la fin du stade III et pendant la période de repos sexuel. La dégradation de ces subces est synchrone des phénomènes de gamétogenèse (stade II, oogenèse et vitellogenèse). En mne (multiplication des gonies dans les follicules), on observe un accroissement important du de glycogène et pendant les mois d'hiver, les quantités de glucides et lipides mises en évidence très faibles. Elles augmentent pendant le mois de mars et en avril sans que pour autant on assiste blocage de ces constituants dans le tissu conjonctif comme pendant la période de repos sexuel.

La comparaison entre les variations des lipides et des glucides et celles de la composition saière du plancton suggère un lien entre ces phénomènes. Les périodes de pullulation des Diatos et des Péridiniens coïncident avec les phases les plus intenses de synthèse des lipides ou du ogène. Par ailleurs, les expériences de sous-alimentation montrent que l'acquisition du stade 0 et urée de la gamétogenèse sont directement sous l'influence de la nutrition.

2° La vitesse des phénomènes de gamétogenèse (stades II ou stade de restauration III C) est tion de la température. Une élévation de température accélère ces phénomènes, les observations ogiques confirment ces expériences. En effet, la longueur du cycle est fonction de la température enne annuelle des eaux (latitude) ; la durée de la phase de restauration (III C) est plus brève au temps qu'en hiver (Arcachon).

Certaines constatations écologiques ou expériences permettraient également de penser qu'il existe *limites thermiques* au-delà desquelles le déroulement des phénomènes sexuels est impossible ou pé.

L'existence de la *limite inférieure* est presque évidente ; elle serait située au-dessous de 7 à 8° C j'ai constaté pendant les mois d'hiver très froids (février 1956) l'arrêt total des phénomènes de étogenèse.

Celle de la *limite supérieure* l'est moins, bien que chez d'autres espèces de bivalves qui ont égant un cycle sexuel très étalé, certains auteurs aient pu émettre une hypothèse semblable. En parier, TANG (1941) attribue l'arrêt des phénomènes sexuels chez *Pecten maximus* (Angleterre) à températures trop élevées. Toutefois, chez cette espèce, il n'existe pas, entre l'arrêt de juillet et eprise de septembre, de remaniements importants des gonades ni de phase d'accumulation de tances de réserves comme chez *Mytilus edulis*. Les fortes températures repérées pendant les mois dans le bassin d'Arcachon (plus de 20°) pourraient être la cause de l'interruption des phénoes sexuels. Elles inhiberaient en particulier la multiplication des gonies. La reprise plus précoce activité génitale dans les stations océaniques pourrait être alors due, suivant cette hypothèse, au qu'en août et en septembre les températures se maintiennent beaucoup plus élevées dans le bassin dans l'océan. Certaines constatations écologiques montrent en effet le départ du stade I, dans les ons étudiées, aux environs de 18 à 19° C. L'accumulation des réserves dans le tissu conjonctif le 0) serait au contraire sous la dépendance de l'alimentation (Diatomées et Péridiniens).

La température pourrait donc avoir un rôle important dans le déclenchement des phénomènes de gamétogenèse ou leur arrêt mais cette hypothèse reste encore à confirmer. Par ailleurs l'incidence des variations de salinité sur le déroulement des phénomènes sexuels paraît devoir être négligeable. Il serait intéressant de préciser l'action simultanée de la température et de la salinité sur la séquence des phénomènes sexuels. Enfin, la température et la salinité ont vraisemblablement un rôle indirect très important en déterminant la composition qualitative et quantitative du plancton (cycles saisonniers).

3° L'intégrité des ganglions cérébroïdes semble être indispensable au déroulement normal des phénomènes sexuels. L'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes entraîne des perturbations importantes. Pratiquée pendant la phase de repos sexuel (stade 0) ou le stade d'organisation des follicules (stade I), l'intervention entraîne un retard important de la maturité des gonades doublé d'une activité sexuelle très faible (peu de gamètes fonctionnels). Au cours de l'été (après ce cycle sexuel), les animaux ne peuvent récupérer d'importantes réserves, le tissu conjonctif est peu développé et renferme très peu de lipides et de glycogène. Le métabolisme général est donc perturbé. Les dégradations sont lentes chez les opérés (réduction difficile du tissu conjonctif) et les synthèses peu importantes. On peut alors émettre plusieurs hypothèses provisoires.

a) Les ganglions nerveux accéléreraient l'intensité des processus de métabolisme. Cette action pourrait être directe et s'effectuer alors par l'intermédiaire des produits de neurosécrétion. Elle pourrait être également indirecte, ce qui n'exclut pas d'ailleurs l'intervention des mécanismes précédents. Les ganglions nerveux favoriseraient alors la capture des aliments en agissant sur la quantité d'eau pompée par les mollusques (accélération des mouvements ciliaires des cellules épithéliales du manteau et des branchies, action sur l'activité des palpes labiaux).

Les phénomènes de gamétogenèse étant sous la dépendance d'une nutrition abondante et provoquant dans l'organisme d'importantes dégradations (disparition des lipides et du glycogène), on peut alors expliquer les perturbations provoquées par les ablations de ganglions cérébroïdes.

b) Par ailleurs, les ganglions cérébroïdes pourraient également émettre une ou plusieurs substances qui déclencheraient ou accéléreraient les mitoses chez les gonies. En effet, le nombre de cellues sexuelles est réduit considérablement chez les décérébrés.

L'analyse de ces phénomènes est donc extrêmement complexe. Il serait encore prématuré d'affirmer l'existence d'un lien entre les phénomènes de neurosécrétion, qui ont leur siège dans les ganglions cérébroïdes, et le déroulement du cycle sexuel. Si certaines images cytologiques peuvent suggérer un rapport entre ces phénomènes, les expériences actuelles mettent vraisemblablement en jeu trop d'actions diverses pour que l'on puisse déceler la part qui revient aux neurohormones. Tout ce que l'on peut dire c'est que le cerveau a une action gonadotrope sans que l'on puisse encore savoir si cette action est directe ou indirecte.

CHAPITRE IV

RECHERCHES SUR L'EMISSION DES GAMETES CHEZ *MYTILUS EDULIS* L.

La première partie de ce chapitre sera consacrée à l'exposé de résultats statistiques obtenus repérant, à des dates très rapprochées, chez différentes populations facilement accessibles, la quence des différents stades III (animaux mûrs, ayant émis leurs gamètes ou chez lesquels la nade est en voie de restauration).

J'ai pu déterminer ainsi les dates probables des émissions au cours des années 1955, 1956, 57, 1958.

Corrélativement, les facteurs biotiques (température de l'air et de l'eau, salinité, amplitude des rées) ont été soigneusement repérés à chaque date d'examen et pour chaque biotope. L'étude nparée de ces résultats permettra de formuler quelques hypothèses quant à l'incidence de certains teurs écologiques sur la durée des différents stades et sur les émissions de gamètes.

Dans la seconde partie, j'analyserai l'action de différents stimuli externes, isolés ou combinés, des populations de *Mytilus* appartenant aux stades III (A1, A2, B, C, CA1, D). L'examen des ultats (pourcentage de réponses d'émissions de gamètes) permettra de mettre en évidence l'exis- ce d'une « *période instable* » pendant laquelle toute *variation brusque des conditions externes* voque la ponte ou l'éjaculation. Ces résultats seront comparés avec les statistiques précédentes.

Enfin, il fallait essayer de préciser quels étaient les facteurs internes qui pouvaient avoir une idence sur l'émission des gamètes. Un essai d'analyse expérimentale a été tenté.

- SEQUENCES ET MODALITES NORMALES DE L'EMISSION DES GAMETES.

L'étude du cycle sexuel de *Mytilus edulis* L. montre qu'un même animal pond plusieurs fois ns l'année. Les dates probables des émissions ont été repérées statistiquement dans les différents topes. Pour préciser et vérifier ces résultats, des mâles et des femelles ont été triés et reparqués médiatement après une émission de gamètes provoquée, au laboratoire (janvier), par l'application stimuli.

J'ai suivi au cours de la période de maturité sexuelle, l'état de leurs gonades. Lorsque ces maux étaient à nouveau mûrs, j'ai déclenché de nouvelles émissions. Cela m'a permis de connaître :

1° Le temps moyen qui peut séparer deux pontes (ou éjaculations) successives.

2° Le nombre d'émissions que peut effectuer un animal pendant la durée de son cycle sexuel uel.

- Stations prospectées. Méthodes d'investigation.

a) Les stations.

Deux populations ont été constamment surveillées en 1955, 1956, 1957 : celle de la station yrac (cote + 1,10 + 1,20), soumise à l'influence des marées et celle de la bouée (coffre) du Tès est toujours immergée. Les conditions hydrologiques régnant en ces deux stations étant compa- lles (tabl. I et II), *les différences observées peuvent donc être imputées à l'influence des marées :*

différences de température entre l'air et l'eau de mer, pression hydrostatique, action mécanique du ressac lorsque la station est envahie par la marée montante, action des courants.

Des observations moins fréquentes ont été effectuées sur d'autres stations où règnent des influences plus océaniques (Courbey, cap Ferret).

b) Les méthodes : définition des « stades macroscopiques ».

A des dates très rapprochées (tous les jours pendant la période de ponte ou tous les trois jours pendant la période de restauration : stade III C), une population d'au moins 500 moules est examinée. Les moules sont ouvertes après section du muscle adducteur ; on repère les stades macroscopiques suivants [1] :

1° *Animaux pleins (stade III A).*

Le manteau est très épais, coloré en jaune-orangé chez les femelles ou en jaune-blanchâtre chez les mâles. Le dessin des follicules s'estompe sauf dans la partie distale du manteau.

Au moment de l'émission des gamètes, le processus génital, bourré de produits sexuels, fait largement saillie. Lorsqu'on exerce un légère pression avec une baguette de verre, sur cette région, les œufs ou le sperme s'écoulent dans la cavité palléale.

2° *Animaux ayant partiellement ou complètement émis leurs gamètes (stade III B).*

L'émission des gamètes peut être « *partielle* » ou « *subtotale* » ainsi que j'ai pu le constater au laboratoire, sur des individus témoins. Elle peut se faire en une seule fois ou être fractionnée en petites émissions qui s'échelonnent sur plusieurs jours. Suivant les cas, l'allure du manteau est caractéristique.

a) *Emission partielle :* deux types « macroscopiques » peuvent alors se présenter.

1° Le manteau peut conserver la couleur propre à chaque sexe (jaune-blanchâtre ou jaune-orangé) mais son volume décroît considérablement.

2° Un autre cas, statistiquement aussi fréquent que le précédent, est caractérisé par la présence de plages d'importance variable, encore pleines de gamètes, contrastant par leur épaisseur et leur couleur avec les zones voisines translucides, jaunâtres et fort minces.

Les gamètes des « plages colorées » n'ont pas encore atteint leur maturité.

Ces images « macroscopiques » d'émissions partielles seront désignées par la notation III Bi.

b) *Emission subtotale :* l'examen cytologique de ces individus (voir chapitre II) montre que les follicules renferment encore quelques gamètes mûrs, des oocytes en cours de maturation et des oogonies chez les femelles, des spermatogonies et quelques spermatocytes chez les mâles. L'aspect macroscopique du manteau est caractéristique : il est transparent, jaunâtre et très mince. On aperçoit encore le dessin des follicules. *Ce stade sera désigné par la notation III Bv.*

3° *Animaux en période de restauration des gonades (stade III C).*

Ce stade est assez facile à reconnaître. Le manteau devient, chez les mâles comme chez les femelles, jaune-rougeâtre [2], ce qui a trompé vraisemblablement quelques auteurs qui, comme BERNER (1935), prétendent que les mâles mûrs ont un manteau de couleur rougeâtre. Il a une allure compacte et son épaisseur augmente progressivement. Au fur et à mesure que l'état de réplétion est plus important, le dessin des follicules devient perceptible et l'on rencontre enfin des stades qu'il est assez difficile de distinguer du stade III A (si ce n'est le critère d'épaisseur du manteau). *Je désignerai ces stades intermédiaires par le symbole III CA1 (fin de la gamétogenèse).*

---

(1) Des contrôles histologiques et cytologiques sont effectués parallèlement sur un grand nombre d'animaux appartenant à chaque stade.

(2) Cette couleur est due à des pigments renfermés dans les cellules épithéliales des téguments. Elle masque la couleur des gamètes.

- Résultats statistiques.

J'ai constaté pour *chaque examen et dans un biotope déterminé que le pourcentage de mâles femelles appartenant au même stade était comparable.* Les résultats ont été concordants pendant sieurs années et sur des populations variées. L'analyse du tableau XI met en évidence ce phénène.

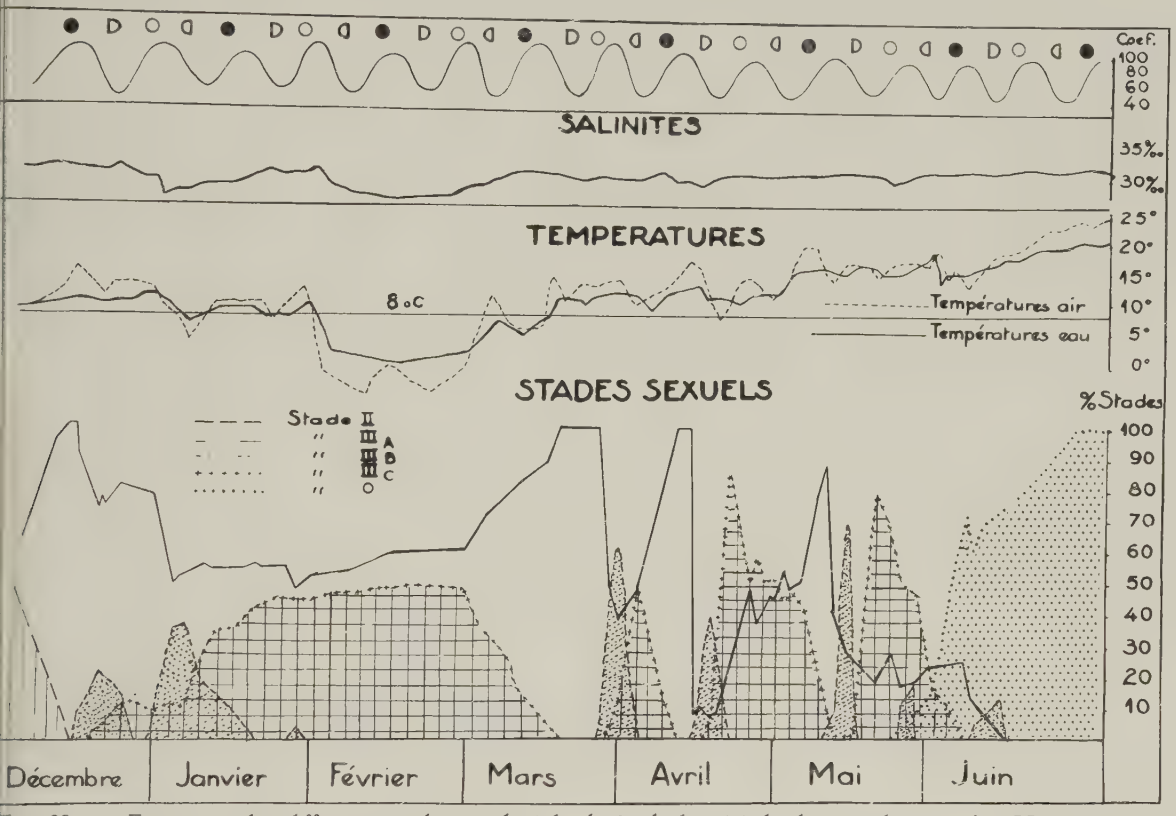


FIG. 28. — *Fréquence des différents stades pendant la durée de la période de reproduction chez* Mytilus edulis L. (*station d'Eyrac; cote + 1,10; décembre 1955 - juin 1956*). A chaque date d'examen, on a exprimé le pourcentage total (mâles + femelles) des différents stades décelés dans la population. Hachures verticales : stade II ; pas de hachures : stade III A ; pointillé fin : stade III B (animaux venant de pondre) ; quadrillage : stade III C ; pointillé épais : stade III D et stade 0

Cette particularité m'a permis de simplifier l'exposé des résultats statistiques. Les chiffres consis dans les tableaux XI, XII, XIII expriment, pour chaque date d'examen, *le pourcentage total de es et de femelles appartenant au même stade et présents dans la population étudiée.*

Ces résultats permettent d'établir la séquence et la durée moyenne des principales étapes du le sexuel et de repérer les dates probables d'émissions (apparition d'un grand nombre d'individus artenant au stade III B). Les figures 28 et 29 montrent les variations du stade III à Eyrac pent les mois de printemps en 1956 et 1957.

a) Durée de la période de maturité sexuelle.

Comme je l'ai indiqué ci-dessus (chapitre II), la période de maturité sexuelle, en y incluant les odes de restauration des gonades (III C) s'étale, pour la station d'Eyrac et pour celle du Tès, ant les années, depuis la fin du mois de décembre ou le début de janvier jusqu'à la fin du mois ai et le début de juin.

L'étude histologique des gonades avait montré que les animaux étaient susceptibles de pondre plusieurs fois dans l'année car, entre chaque ponte, la gonade était le siège de phénomènes de restauration. Les statistiques montrent la réalité de ces émissions successives et permettent de les repérer (stade B) ou de les prévoir (stade A).

Pour évaluer la distance qui sépare deux émissions successives, j'ai eu recours à des observations individuelles directes.

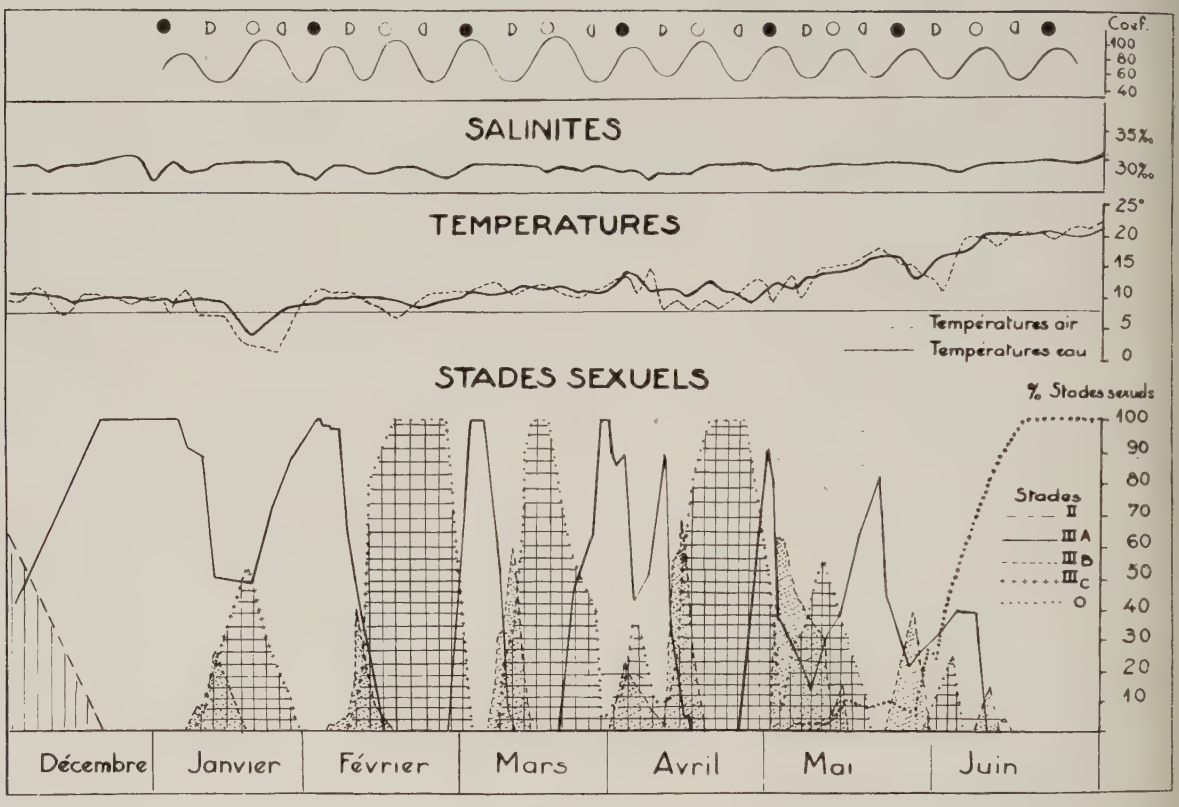


FIG. 29. — *Fréquence des différents stades pendant la durée de la période de reproduction chez* Mytilus edulis L. *(station d'Eyrac ; cote + 1,10 ; décembre 1956-juin 1957).* Même légende que pour la fig. 28.

Techniques. L'émission des gamètes est provoquée expérimentalement au laboratoire, les sexes triés et les individus sont reparqués dans les biotopes d'origine. Chaque animal porte un numéro gravé sur la coquille et on établit une fiche pour chacun d'eux mentionnant le numéro, la taille, le sexe et l'importance de la ponte ou de l'éjaculation qui a été constatée au laboratoire.

Des examens périodiques permettent de connaître l'état des gonades.

Lorsque la période de maturité sexuelle se rapproche, des prélèvements hebdomadaires sont effectués. Ces animaux sont soumis à différents stimuli et on note la date de ponte ou d'éjaculation pour chacun d'eux. Ces animaux sont reparqués après cette nouvelle émission.

Résultats. L'étude de ces animaux montre que le temps qui s'écoule entre deux émissions successives est d'environ un mois lorsque la première émission a été très importante (III Bv). Il est moindre si cette émission a été faible, de l'ordre de quinze jours à trois semaines.

Bouxin (1956), par une méthode légèrement différente, est arrivé à des résultats identiques et iet que l'intervalle séparant deux pontes successives est compris entre trois semaines et un is.

b) Dates des émissions et périodicité des phénomènes sexuels.

L'examen des tableaux XI, XII, XIII permet de voir que les émissions sont situées pour la ion d'Eyrac aux dates suivantes (depuis la fin de l'année 1955 jusqu'en mars 1958).

	1955	1956	1957	1958
Janvier		1.3 +	5.10 +	5.8 +++
		15.16 +		
		27.28 +		28. ++
Février			3.7 +++	20.25 +++
Mars			2.6 +++	
		26.29 ++	21.22 +	28.30 +++
Avril		11.14 +++	1.2 +	
		25.28 ++	6.9 +++	
Mai		11.15 +++	1.4 ++	
		24.26 ++	21.25 +	
Juin		9.11 +	10.15 +	
Décembre	12.16 +		24.25 +	

Importance des émissions : + très faible ; ++ moyenne ; +++ très forte.

Résultats. Si l'on calcule le temps moyen séparant deux émissions successives, on constate que intervalles se répartissent en deux groupes distincts. Le premier comprend des périodicités com-es entre 15 et 20 jours ; dans ce groupe figurent la plupart des pontes (ou éjaculations) de faible ortance. Le second est caractérisé par des temps moyens d'une durée de 28 jours à un mois iron, séparant le plus souvent de fortes émissions et la plupart des pontes hivernales (intervalles ier-février-mars). Enfin il peut exister des intervalles de deux mois (entre janvier et mars). Ces sont exceptionnels et se rencontrent lorsque la température des eaux est trop basse pour per-re l'émission des gamètes (par exemple en février 1956).

L'examen de ces résultats semble indiquer une certaine périodicité dans le cycle sexuel de *ilus edulis* L. (station d'Eyrac). Deux rythmes dominent statistiquement : l'un de 15 à 20 jours, cond de 28 jours à un mois. Par ailleurs, les figures 28 et 29 montrent que les émissions se pro-ent le plus souvent après les pleines et les nouvelles lunes et s'étalent pendant plusieurs jours. naturité sexuelle est très fréquemment atteinte au moment des marées de vives-eaux (fréquence imum des stades III A). Les pontes (ou éjaculations) se produisent alors entre ces marées de s-eaux et les marées de mortes-eaux qui suivent. Les pêcheurs du bassin d'Arcachon avaient ré depuis longtemps ces phénomènes puisqu'un dicton local indique que les « moules sont ses au moment de la maline (vives-eaux) et maigres pendant le morteau ».

Toutefois, si cette coïncidence est fréquente, elle n'est pas générale. Le rythme des émissions plutôt calqué sur celui des marées que sur le cycle lunaire.

Discussion. Le problème de la périodicité lunaire du « frai » a été discuté par de nombreux auteurs, pour quelques invertébrés marins (annélides, bivalves). Bouxin (1954), en reprenant les résultats obtenus après de longues années de recherches, n'a pas cru pouvoir affirmer l'existence d'une périodicité lunaire des émissions chez *Mytilus edulis-galloprovincialis*.

Il semble que le problème le plus important ne soit pas celui de la périodicité des émissions mais celui de la durée de la phase de restauration qui sépare deux émissions successives et qui détermine la séquence des pontes (ou des éjaculations). Les observations statistiques jointes à des résultats histologiques et expérimentaux (individus reparqués) permettent d'aborder la discussion de ce problème sur des bases nouvelles.

1° Après une ponte provoquée, des individus sont reparqués dans leur biotope et l'on repère la date d'émission suivante (voir ci-après). Le temps qui s'écoule entre deux émissions successives est d'environ un mois si la ponte précédente est forte. Si elle est faible, la phase de restauration est de l'ordre de quinze jours à trois semaines.

2° L'examen des résultats statistiques montre (mois de printemps) que l'on peut observer une alternance entre des émissions de faible amplitude (vidange partielle des gonades, faible proportion d'individus ayant pondu) et des émissions plus importantes (pourcentage important de stade III B, images macroscopiques de « vidange subtotale » : III Bv).

3° Lorsque la maturité sexuelle n'est pas atteinte au moment des marées de vives-eaux ou lorsque les conditions sont défavorables (absence de stimuli, températures inférieures à 8° C), il n'y a pas d'émissions. Il s'ensuit donc un décalage dans la périodicité des pontes (ou éjaculations).

Ces constatations montrent donc que la périodicité normale du cycle sexuel (28 jours à un mois) peut être perturbée par deux catégories de facteurs : *a*) des facteurs biotiques qui inhibent la ponte (températures en février) ; *b*) des facteurs internes : durée inégale de la phase de restauration (III C).

Ces facteurs provoquent des décalages dans le rythme du cycle sexuel. On peut expliquer alors l'alternance entre les fortes et les faibles émissions en formulant l'hypothèse suivante.

Lors d'une forte émission, un certain nombre d'individus sont encore immatures (stade III CA1) et n'émettent pas leurs gamètes. Parmi ceux qui ont frayé, il existe également des animaux qui n'ont effectué que des émissions « partielles ». Les phénomènes de restauration de la gonade (stade III C-CA1) sont beaucoup plus rapides chez ces derniers (15 à 20 jours en moyenne) alors qu'il faut un mois environ pour que les moules qui ont effectué une ponte « subtotale » soient à nouveau mûres. Un certain nombre d'individus seront aptes à pondre ou à éjaculer une quinzaine de jours avant la plus grande partie de la population.

La présence des deux types d'intervalles (15 à 20 jours et 28 jours à un mois) séparant deux émissions successives pourrait donc être due aux faits suivants :

a) Une ponte n'affecte pas toujours la totalité de la population (présence d'un petit nombre d'immatures).

b) La durée de la période de restauration de la gonade, qui se situe entre deux émissions successives, dépend essentiellement de l'importance, pour chaque individu, de la ponte ou de l'éjaculation précédentes (ponte « partielle », ponte « subtotale »).

c) Ces phénomènes entraînent des décalages entre les dates de maturité. Il peut en résulter soit le fractionnement des émissions suivantes en deux groupes successifs d'importance inégale (avril 1957), soit l'étalement des émissions (mai 1957).

d) Enfin certaines années (1956-1958) les pontes affectent la presque totalité de la population et on retrouve alors un rythme mensuel.

Si le problème du rythme des émissions peut être expliqué par ces hypothèses, celui de la coïncidence fréquente entre les dates de pontes ou d'éjaculations et les périodes qui suivent les marées de vives-eaux est plus difficile à interpréter.

On constate toutefois en décembre ou au début de janvier lorsque les animaux atteignent, après stade II, la maturité sexuelle, que les émissions se produisent, en général, au moment des marées vives-eaux. Les animaux mûrs sont excitables (stade III A2) et il est probable que le maximum ntensité des stimuli externes est réalisé pendant cette période : différences importantes entre les pératures de l'eau et de l'air, courants violents, pression hydrostatique. Si la ponte a lieu, le hme qui s'installe alors (par exemple en 1958) est de 28 à 30 jours. Comme ce rythme de restau- ion est superposable à celui du cycle des marées, cela explique pourquoi on peut retrouver ulté- irement des coïncidences entre les dates d'émissions et les périodes de vives-eaux. Les décalages troduisant dans la durée de la période de restauration peuvent perturber ce rythme primitif ; tefois, si la durée est de 15 à 20 jours (après une émission incomplète) on peut également retom- sur une période de vive-eau.

Le problème de la périodicité des émissions serait donc conditionné par deux facteurs importants : durée du stade III, l'action des stimuli externes sur les animaux mûrs (leur efficacité semblerait plus grande pendant les périodes de vives-eaux).

Cette suggestion appelle donc l'étude de l'incidence des facteurs externes sur les animaux rs.

- Constatations écologiques.

L'analyse des résultats obtenus pour différentes populations (Eyrac, Courbey, Tès, etc.) permet udier l'influence de certains facteurs écologiques (zonation, température, salinité).

a) Influence de la zonation.

L'étude comparée des stations d'Eyrac (étage mésolittoral-zone intercotidale) et du Tès (étage alittoral) montre que les dates de pontes sont sensiblement les mêmes. Toutefois chez les ani- x toujours immergés (Tès) les périodes d'émissions sont plus étalées que chez les animaux de la intercotidale (Eyrac) (tabl. XIV).

La période de restauration (stade III C) est plus courte pour la station du Tès que pour celle rac. La physionomie de la population du Tès est donc légèrement différente de celle d'Eyrac, partition des stades étant moins homogène par suite de l'étalement de la ponte. Toutefois la dicité des phénomènes rappelle celle que l'on peut observer à Eyrac. Ces légères différences ent s'expliquer de la façon suivante. Les animaux étant constamment immergés, ils sont plus damment nourris que ceux qui émergent et de fait la durée du stade III C et III CA1 est plus te. D'autre part, les stimuli qui déclenchent, chez les animaux mûrs, l'émission des gamètes sont s brusques pour ces stations constamment immergées que ceux qui affectent les individus des lières exposées à l'émersion. Il en résulte chez les premiers un plus grand étalement de la ponte.

Enfin, l'étude de la zonation pour une même station permet également de voir que la période estauration est d'autant plus grande que le niveau de la moulière est plus élevé.

Les animaux de la partie supérieure de la moulière pondent alors avec 3 à 6 jours de retard rapport à ceux de la partie inférieure (Eyrac).

b) Influence de la température.

La température peut exercer sur le cycle sexuel en général et sur le stade III en particulier eurs actions très différentes.

J'ai analysé dans le chapitre précédent l'action générale de la température sur le cycle sexuel. élévation de température accélère les phénomènes de gamétogenèse (stade II). Il en est de pour la phase de restauration des gonades (stade III C). Lorsque la nourriture est abondante élévation de température réduit la durée du stade III C. Des recherches expérimentales montrent ès une émission « subtotale », les individus maintenus à 16° sont mûrs au bout de 18 à 22 alors que chez les témoins élevés à 10°, il faut attendre un mois.

2° En dehors de cette action qui s'inscrit dans le cadre des phénomènes déjà décrits, un changement brusque de température a une action directe sur les animaux mûrs en provoquant l'émission des gamètes. En effet, pendant la période de maturité sexuelle (stade III A) les animaux parviennent à un « stade instable » (III A2). Cet état physiologique particulier rend l'animal réceptif aux brusques variations des facteurs externes. En particulier, les brusques variations de température (entre l'eau et l'air pour les animaux de la zone intercotidale), de pression hydrostatique, de salinité, d'agitation mécanique (ressac, houle) provoquent la ponte ou l'éjaculation.

L'examen des tableaux XII et XIII montre que des variations thermiques sont souvent importantes au moment de l'émission des gamètes (chute ou élévation de température par rapport aux périodes précédentes, fortes différences entre la température de l'eau et de l'air). Toutefois, ces variations s'avèrent insuffisantes à expliquer, à elles seules, la totalité des pontes (ou éjaculations). Nous trouvons en effet des périodes pendant lesquelles ces variations présentent une grande amplitude et où il ne se produit aucune émission (ex. : les 18.III.1956 et 10.IV.1956). Par ailleurs, certaines observations montrent que les changements thermiques ne sont efficaces (émissions) que sur certains stades très réduits, animaux mûrs (III A2) ou quelques stades partiels de vidange où il subsiste encore des gamètes mûrs (III Bi). Ils ne provoquent aucune émission chez les immatures (stades II ou III C). Les recherches expérimentales préciseront ultérieurement cette incidence de la température. Nous verrons alors que pour être efficace, la variation thermique ne doit pas dépasser certaines limites (supérieures ou inférieures).

3° Cette question des limites thermiques au-delà desquelles les pontes ou éjaculations sont arrêtées ou inhibées peut être étudiée par la méthode « écologique ».

Les résultats consignés dans le tableau XVI et certaines expériences effectuées au laboratoire semblent montrer l'existence d'une limite thermique inférieure certaine. La question de la limite thermique supérieure, si elle est probable, n'a pu être encore démontrée avec suffisamment de certitude.

Par ailleurs, il était intéressant de se demander si la limite létale inférieure thermique n'était pas susceptible de se déplacer en fonction de la salinité. En effet, de nombreux travaux effectués sur les Crustacés Décapodes, en particulier ceux de Broekhuysen (1936) et de Broekema (1941) ont montré que température et salinité n'étaient pas des variables indépendantes mais que les limites salines létales se déplaçaient en fonction de la température. Bien avant ces travaux, Amemiya (1929) avait émis l'hypothèse que, chez *Crassostrea gigas* Thunb., la température inférieure de ponte était d'autant moins élevée que la salinité était plus basse.

Limite inférieure. Il ne semble pas exister de « seuil thermique » car les recherches sur des individus isolés montrent que pour une même température et salinité, il existe des variations individuelles. La « limite inférieure » semble plutôt être d'ordre statistique et il est plus correct de parler d'une « zone thermique ». Il semble que cette zone soit comprise entre 7°5 et 9° C. De nombreuses observations effectuées au laboratoire le confirment ainsi que le fait que lorsque la température descend dans les stations naturelles au-dessous de 8° C on n'observe plus d'émissions. Cette limite thermique correspond à des salinités comprises entre 20 et 27 ‰.

Aussi est-il assez surprenant de constater que cette limite thermique paraît se déplacer au mois de mars. Il est alors impossible d'obtenir des pontes au-dessous de 10° et la zone limite semble être comprise entre 10 et 11° C. On observe ces phénomènes aussi bien au laboratoire (expériences de stimulation thermique) que dans les stations naturelles. La salinité est alors plus élevée qu'en décembre-janvier (elle varie entre 29 et 31 ‰).

La limite thermique inférieure paraît donc se déplacer en fonction de la saison. On pourrait alors expliquer ce comportement en émettant l'hypothèse que la limite thermique se déplace en fonction de la salinité. Contrairement à ce que Broekhuysen a mis en évidence chez *Carcinides moenas*, la limite thermique de ponte serait d'autant plus basse que la salinité est plus faible. Amemiya était arrivé à une hypothèse très voisine de celle qui vient d'être formulée en étudiant les dates de pontes d'*Ostrea gigas* le long des côtes du Japon.

Limite supérieure. Certaines expériences de stimulation thermique que nous étudierons ultérieurement paraissent montrer qu'il existe une température limite supérieure au-dessus de laquelle l'émission de gamètes est inhibée. L'examen des tableaux XII et XIII montre que les dernières pontes s'effectuent en juin par une température de 17°-18°, mais j'ai pu faire pondre au début de septembre des moules mûres provenant de bouées (bouées 1, 2, 3) par une température de 19°4. Or, nous savons qu'une température de 17°-18° paraît inhiber la ponte d'animaux mûrs par ailleurs excitables (mois de mars et avril).

c) Influence de la salinité.

Comme dans le cas de la température, si une variation de salinité peut constituer un stimulus sur des animaux mûrs, les dates d'émissions ne coïncident pas toujours avec les changements brusques de salinité. Ces derniers ne sont donc efficaces, comme dans le cas précédent, que sur certains stades bien limités (III A2, III B).

Modalités normales de l'émission des gamètes.

Ces données statistiques doivent être complétées par des observations concernant les modalités normales de l'émission des gamètes.

a) Je n'ai pas indiqué dans les tableaux XII-XIII ce qui revient aux mâles ou aux femelles. L'étude des résultats de plusieurs années (1955, 1956, 1957, 1958) montre que les pourcentages trouvés à chaque date d'examen et pour une même station sont sensiblement les mêmes pour les deux sexes.

Toutefois, j'ai souvent constaté que les mâles présentent un pourcentage de stade III B plus élevé que les femelles. Par conséquent, pour une même station, le nombre d'individus ayant éjaculé est légèrement plus faible que celui des moules ayant pondu.

b) Comme l'a signalé Bouxin (1954) les émissions ont lieu dans la soirée ou la nuit. J'ai pu le vérifier sur de très nombreux individus élevés au laboratoire ; l'examen des populations des moules naturelles le montre également (Eyrac).

c) J'ai suivi les modalités de la ponte chez de jeunes moules privées de leur coquille et chez elles le manteau est assez transparent pour que l'on puisse pratiquer des observations à la loupe binoculaire.

Comme l'a signalé Iwata (1952), l'évacuation par les gonoductes se fait uniquement grâce aux mouvements ciliaires de l'épithélium. La contraction de certaines fibres longitudinales ou transversales qui se trouvent dans le manteau pourrait augmenter la pression régnant dans les follicules et favoriser leur vidange. J'ai également pu observer un certain péristaltisme du processus génital qui est parcouru d'ondes rythmiques.

Iwata (1952) a également montré que des fragments de manteau (petits carrés de 1 cm de côté) isolés et conservés dans l'eau de mer continuaient à émettre leurs gamètes lorsqu'ils ont été prélevés sur des animaux en train de frayer.

L'expulsion des gamètes dans le milieu extérieur a lieu, de deux manières différentes, suivant les sexes. Chez les mâles, l'animal possède une coquille faiblement entrebaîllée pendant l'éjaculation. On ne constate pas de contraction du muscle adducteur postérieur ; le sperme forme un mince filet qui s'échappe par l'ostiole. Chez les femelles, l'animal évacue souvent les œufs grâce à des contractions saccadées du muscle adducteur postérieur. Les œufs, contrairement à ce qu'affirme Berner (1) ne restent jamais dans le manteau mais sont projetés au dehors par jets successifs. Lorsque la ponte est abondante, les œufs restent agglomérés en « boudins » de 0,2 à 0,4 mm de long (et même chez des femelles qui ont été isolées des mâles ce qui exclut l'action d'une « gamone » véhiculée par le sperme et provoquant l'agglutination des œufs). Il est vraisemblable que ces boudins proviennent de la forte pression qui règne dans le processus génital et dans les gonoductes. Ces « boudins » se désagrègent d'ailleurs très facilement.

II. - ETUDE EXPERIMENTALE DE L'ACTION DE QUELQUES STIMULI EXTERNES SUR L'EMISSION DES GAMETES.

L'analyse de l'action des facteurs biotiques responsables du déclenchement de la ponte et de l'éjaculation ne peut donner de résultats suffisamment précis par l'observation, même très minutieuse, des variations des incidences externes mises en évidence dans les biotopes avant ou pendant l'émission des gamètes. Il m'a paru indispensable de compléter les résultats précédents par un essai d'analyse expérimentale.

J'ai donc procédé à l'étude de l'action de quelques stimuli, appliqués seuls ou combinés, sur des animaux mûrs. Ces excitants sont de nature mécanique, chimique ou thermique. L'étude de certains stimuli qui ne se rencontrent pas dans les conditions écologiques normales (stimuli électriques ou chimiques — action de certains ions — étudiés par IWATA, 1952) n'a pas été envisagée dans ce travail.

A. - Stimuli « mécaniques ».

Je désigne sous cette appellation, des excitations provoquées par un brusque changement de l'état mécanique des animaux : arrachage des moules d'un substrat, brassage des individus, baîllement provoqué des valves, excitation du manteau ou de la masse viscérale avec un pinceau.

a) Technique des expériences.

Les animaux sont récoltés dans le biotope (arrachage du byssus) et lavés dans un fort courant d'eau provoquant un brassage énergique. On détermine le sexe et le degré d'évolution des gonades en faisant baîller les valves (voir pour cette technique les opérations d'ablation des ganglions viscéraux). Un petit morceau de la gonade (biopsie) est prélevé avec des pinces fines et examiné. Les mâles et les femelles sont marqués (numéro gravé sur la coquille) et immédiatement reparqués dans des bacs séparés. Les femelles sont disposées dans des petits cristallisoirs individuels assez hauts. Ce dispositif permet de recueillir les œufs et d'apprécier l'importance de chaque ponte.

On repère la température de l'eau dans le bac mâle et dans le bac femelle et l'on dose la salinité par la méthode de Knudsen.

Après 24 heures d'attente, on compte le nombre de pontes du bac femelle et l'on établit le pourcentage d'animaux ayant pondu. J'ai opéré, pour chaque expérience, sur environ 50 individus de chaque sexe. On est obligé de sacrifier les mâles. L'examen du manteau permet de repérer les individus appartenant aux stades III Bi ou III Bv. Par comparaison avec l'état initial, on peut déduire le nombre d'éjaculations faibles ou importantes.

Ces expériences ont été effectuées à des dates très rapprochées pendant une durée assez longue (de février à mai 1957).

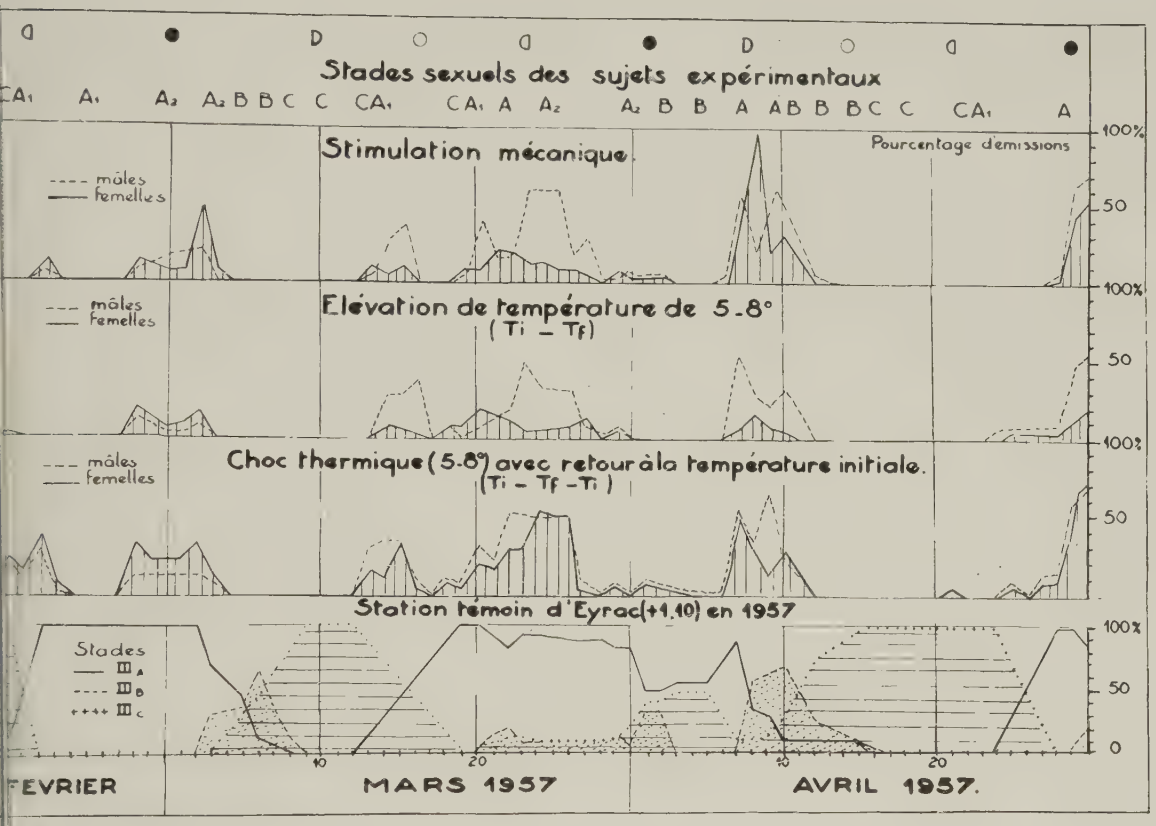
b) Résultats.

Les résultats sont exposés dans le tableau XVI. Les graphiques de la figure 30 indiquent, pour chaque sexe la variation des pourcentages de pontes ou d'éjaculations obtenus. L'examen de ces chiffres, pour les différentes étapes du stade III apporte les faits nouveaux qui suivent.

1° ***Stades excitables.*** L'excitabilité (lorsque les conditions thermiques sont requises) est souvent maximum pour le stade III A. Elle est beaucoup moins forte pour le stade III B et dépend alors de l'état de vidange des gonades au moment de l'application du stimulus. L'émission est encore importante si celui-ci est peu avancé (III Bi) et nulle dans les cas de vidange « subtotale » (III Bv). Les résultats sont négatifs sur des animaux en cours de régénération de gonades (III C) mais on obtient parfois de faibles émissions à la fin de ce stade (III CA1). L'application du stimulus est évidemment sans action sur le stade II.

2° ***Phase instable.*** Le cas du comportement du stade III A mérite d'être examiné en détail.

L'examen des résultats montre que le stade III A n'est pas toujours excitable et qu'il existe des *odes privilégiées qui correspondent à un état d'excitabilité maximum que j'ai désigné sous le nom phase instable » ou « phase excitable » (stade III A2).* Bouxin (1954) émet la même hypothèse arle d'un « stade instable ». Les dates de ces phases d'excitabilité correspondent le plus souvent les périodes observées dans le biotope (Eyrac), toutefois on observe des périodes d' « insta- é » pendant lesquelles on ne trouve que de très faibles pontes dans la population du biotope.



. 30. — *Résultats des expériences de stimulation.* En abscisses, dates des expériences ; en ordonnées, pourcentages de mâles et de femelles de chaque lot ayant émis leurs gamètes au plus tard 24 h après expérience. Les pourcentages des différentes étapes du stade III trouvés à Eyrac lors de chaque expérience sont représentés en bas du graphique.

e cette période d'excitabilité maximum, l'excitabilité décroît, *même s'il n'y a pas eu de ponte éjaculation et que les animaux restent pleins* (stade III A). L'examen histologique de ces aux « pleins » mais réfractaires montre que les gonades sont alors le siège de nouveaux ssus de gamétogenèse (différenciation d'oogonies et de spermatogonies, formation de sperma- es et de jeunes oocytes).

On peut alors émettre l'hypothèse suivante : cette nouvelle phase de gamétogenèse inhiberait sion des gamètes mûrs ou près de la maturité.

On observe également chez ces animaux la vidange d'un certain nombre de cellules neuro-sécré- des ganglions cérébroïdes. On peut alors se demander si le produit de neuro-sécrétion ne ttrait pas une nouvelle phase de gamétogenèse qui inhiberait la maturation des oocytes ou uation du sperme.

3° ***Influence du sexe.*** Enfin il faut remarquer que le pourcentage d'éjaculations est en général plus important que celui des pontes provoquées en stimulant des individus présentant le même degré d'évolution sexuelle.

Les résultats précédents, comme ceux obtenus à partir d'autres stimuli, expliquent les aléas de la stimulation qui, sur des animaux « apparemment » au même stade, donne parfois des résultats contradictoires. D'autre part, on note une certaine périodicité dans les résultats de l'action des stimuli externes, superposables à celle des différentes phases de la gamétogenèse (succession des stades III A, B, C, CA1). Les maxima coïncident avec les stades III A, les minima avec les stades C).

Enfin, nous le verrons ultérieurement, ces stimuli mécaniques sont moins efficaces que certains autres stimuli (thermiques, chimiques).

B. - Stimuli « thermiques ».

Je désigne sous le nom de stimuli thermiques, de brusques changements de température provoqués par une élévation ou un abaissement thermiques.

a) Technique expérimentale et matériel utilisé.

La question du matériel à utiliser est fondamentale pour de telles expériences. On ne peut trier les sexes avant l'expérience puisque l'ouverture des valves (examen du manteau) provoque l'émission des gamètes (voir ci-dessus). Dès la fin du stade II et au début du stade III (fin novembre et décembre) des individus sont triés en deux lots suivant les sexes. On grave sur les coquilles la lettre M pour les mâles et F pour les femelles. Ces moules sont reparquées soit sur des pieux verticaux (bouchots), soit sur des montants de la jetée d'Eyrac préalablement nettoyés. On dispose donc d'un abondant matériel (environ 10 000 individus) dont le sexe est connu et qui servira aux expériences ultérieures.

A des dates très rapprochées, les mêmes que pour les expériences de stimulation mécanique, on soumet trois lots de ces animaux (mâles et femelles) à trois types de changements thermiques différents :

1° Elévation brusque de la température pendant une heure puis retour brutal à la température initiale (par exemple de 15° à 19° C puis retour à 15° C). Dans le tableau XVI cette expérience est désignée par la notation T° i... T°... T° i.

2° Abaissement brusque de la température en plongeant les moules pendant une heure dans de l'eau à 0° C (frigidaire), puis retour à la température initiale (T° i... 0°... T° i).

3° Changement brusque de température, les animaux restant définitivement à une température finale supérieure d'au moins 5° C à la température initiale (T° i... T° f). Pour chacune de ces expériences les mâles et les femelles sont reparqués dans des bacs distincts afin d'éliminer les interréactions possibles entre les deux sexes. Les pontes sont recueillies dans de petits cristallisoirs et, pour apprécier le nombre d'éjaculations, on sacrifie les mâles 48 heures au moins après l'expérience.

Enfin on met en route simultanément des élevages témoins et on repère le stade sexuel probable des animaux en sacrifiant un lot important provenant du biotope.

b) Résultats.

Les résultats des expériences précédentes sont consignés dans le tableau XVI (fig. 30).

L'analyse de ces résultats permet de mettre en évidence les faits suivants :

1° ***Périodes d'excitabilité.*** Les périodes de maxima de réponses (pontes ou éjaculations) sont superposables à celles que j'ai précédemment mises en évidence pour les excitants mécaniques. Le « *taux d'excitabilité* » (pourcentage des émissions) est souvent du même ordre et l'on remarque également que, pour chaque date, les mâles paraissent souvent plus excitables que les femelles.

Les remarques faites plus haut au sujet des stades sexuels sensibles aux excitants mécaniques également valables pour les stimuli thermiques. Si les stades III Bv et III C sont inexcitables, aux d'excitabilité est maximum pour le stade A et moindre pour III Bi et III CA1. Les résultats toutefois légèrement supérieurs à ceux que l'on obtient avec les excitants mécaniques. Il faut aler (voir chapitre III) que l'élévation de la température hâte également la maturation des ètes. Il se pourrait donc que ce stimulus thermique appliqué à des animaux très près de la urité (III CA1) permette la maturation d'un certain nombre de gamètes puis leur libération en sant comme stimulus.

2° ***Nature de la variation thermique.*** Les trois types d'expériences réalisées mettent en ence des comportements différents. Il faut tout d'abord que la variation thermique soit *brusque*. élévation très progressive de température (par exemple de 5° C en 48 heures) est inefficace rès peu efficace sur des animaux qui sont par contre sensibles à un changement thermique al.

3° ***Limites de la variation thermique.*** Les « taux d'excitabilité » maximum ont été décelés les individus soumis à un brusque changement thermique avec retour à la température initiale i... T°... T° i et T° i... 0°... T° i). Les résultats sont constants et comparables qu'il s'agisse d'une ation ou d'une diminution de température (abaissement à 0° C).

Par contre, lorsqu'il s'agit d'un changement brutal de température (sans retour à la température ale) les résultats sont inconstants, surtout chez les femelles, et parfois nuls. Cette observation et de poser à nouveau le problème des limites thermiques de ponte.

Lorsque la température finale dépasse 18° C la ponte est toujours beaucoup plus faible. Elle le inhibée au-delà de 20° C. De même lorsque l'on abaisse la température au-dessous de 10° C résultats sont également très inconstants et toujours faibles. Au-dessous de 8° C on ne nche jamais d'émission chez des animaux mûrs et l'on stoppe ou ralentit considérablement la e si elle est en cours.

Ces expériences sembleraient donc apporter des arguments en faveur de l'existence de limites iques de ponte ou d'éjaculation. Les mâles sembleraient toutefois être moins sensibles que les lles aux températures supérieures à 18°.

En conclusion, les stimuli thermiques peuvent déclencher l'émission des gamètes chez des s et des femelles séparés.

Les variations thermiques doivent être brusques et les plus forts taux d'excitabilité sont observés ue la température revient à sa valeur initiale.

Il semble exister des limites thermiques en deçà desquelles la ponte ou l'éjaculation semblent es (limite supérieure) ou totalement arrêtées (limite inférieure).

La « limite thermique » supérieure pourrait être différente chez les mâles et les femelles.

Stimuli « chimiques ».

Je n'envisagerai pas dans ce mémoire l'étude de l'action de certains ions. J'étudierai seulement, çon sommaire, l'influence de variations de salinité ainsi que le problème des interréactions les individus de sexe opposé.

Influence de la salinité.

Technique. Les variations de salinité ont été appliquées, comme pour les expériences précés, sur des lots de mâles ou de femelles isolés afin d'éliminer les phénomènes d'interréaction individus. Le sexe de ces animaux était connu d'avance (matériel en réserve) afin d'éliminer n de stimuli de nature « mécanique ».

Résultats. Ces résultats ont été acquis sur des animaux qui étaient en « période instable », des

élevages parallèles soumis à des excitations mécaniques ou thermiques ayant permis de déterminer « *le taux d'excitabilité* ». Le tableau ci-après en donne un exemple.

Modalités des expériences 30.IV.57, t°. 14°, S ‰.32.4)	Taux d'excitabilité	
	Mâles Ejaculations	Femelles Pontes
Lot soumis à une stimulation mécanique	61 %	43,2 %
Lot soumis à une stimulation thermique avec retour à la T° initiale (14°-19°-14°)	59 %	63 %
Lot soumis à une élévation de salinité (4 h) avec retour à la salinité initiale (32,4 ‰ à 36 ‰)	39 %	26 %
Lot soumis à un abaissement de la salinité (4 h) avec retour à la salinité initiale (32,4 ‰ à 25 ‰)	43 %	39 %

Pendant la durée de la « phase instable » (stade III A2), un brusque changement de salinité suivi d'un retour aux conditions initiales peuvent donc provoquer des émissions. Toutefois les pourcentages de pontes ou d'éjaculations obtenus à la suite de ces expériences sont moins importants qu'en faisant agir d'autres excitants (mécaniques ou thermiques). Par ailleurs, les changements progressifs de salinité ne m'ont donné aucun résultat.

b) *Interréactions entre individus de sexe opposé par l'intermédiaire de substances émises par les gamètes.*

Galtsoff (1936, 1939, 1940) a découvert chez *Crassostrea virginica*, que des substances émises par le sperme ou les oocytes pouvaient provoquer, au moment de la maturité sexuelle, l'émission des gamètes chez des animaux de sexe opposé. Nelson et Allison (1940) ont montré, sur le même matériel, que les spermatozoïdes libéraient également une substance de nature nucléoprotidique, la « diantline ». Cette « gamone » est soluble dans l'eau de mer ; elle agirait à la fois sur les mâles et les femelles. Chez ces derniers individus elle provoquerait le relâchement des muscles de l'ostiole et des branchies, ce qui permettrait une meilleure évacuation des œufs. Chez les mâles, la « diantline » accélèrerait le rythme des mouvements ciliaires (augmentation du taux de pompage de l'eau).

Chipperfield (1953) en discutant les modalités de l'émission des gamètes chez *Mytilus edulis* L. émet l'hypothèse que de tels phénomènes pourraient intervenir au moment de la ponte ou de l'éjaculation.

De très nombreuses expériences, effectuées sur de grandes populations, m'avaient permis de constater que des élevages « mixtes » (mélange de mâles et femelles) présentaient des émissions beaucoup plus précoces et importantes que celles que l'on pouvait observer parmi des élevages constitués d'animaux d'un seul sexe.

Ces comportements différents suggéraient l'existence d'interréactions entre les animaux des deux sexes. J'ai tenté une étude expérimentale afin de préciser la nature et les modalités de ces phénomènes.

1° Action du sperme sur les femelles.

Matériel et méthodes.

Le matériel employé pour chaque expérience est recueilli sur les bouchots préparés en novembre-décembre (moules triées et marquées ; voir ci-dessus). Cette précaution permet de réduire au mini-

ım les chances d'excitation par stimulation mécanique. Chaque fois qu'on prélève un lot destiné x expériences, on teste sur une fraction importante (100 individus) le « *taux d'excitabilité* » en ımettant ces animaux à un brusque changement de température (avec retour à la T° initiale) ou un stimulus mécanique (ouverture des valves). On effectue également un contrôle histologique sur elques individus. Enfin l'examen « macroscopique » d'une petite population d'un gisement naturel isin (Eyrac) permet de déterminer le pourcentage des différents stades sexuels présents. Ces périences et ces observations parallèles permettent de connaître statistiquement l'état sexuel du ıtériel employé.

Les interréactions entre les individus ont été mises en évidence par trois catégories d'expériences.

1° ***Expériences d'interréaction.*** Des mâles mûrs sont élevés dans un réservoir qui alimente bac situé en contre-bas contenant des femelles isolées chacune dans un petit cristallisoir. On note dates d'émission du sperme et des œufs ainsi que la fréquence et l'importance des pontes (on père également les températures). Un élevage témoin est mis en route simultanément et com-end des femelles « isolées » non soumises à l'influence des mâles. Ces expériences sont réalisées un assez grand nombre d'individus (une centaine de femelles).

2° ***Action combinée de plusieurs stimuli.*** J'ai combiné l'action du sperme sur les femelles res avec l'application simultanée d'autres stimuli (mécanique et thermique). On provoque l'ou-ture artificielle des valves, puis les moules subissent une brusque élévation de température ec retour à la température initiale. Les animaux sont alors soumis à l'action du sperme. On note taux de pontes.

3° ***Essais de fractionnement des substances actives.*** Les expériences précédentes ayant permis prouver que le sperme actif provoquait la ponte des femelles mûres (« stade excitable ou table »), j'ai essayé de déceler quelles étaient les substances émises par le sperme, respon-bles de cette action.

Des produits de fractionnement sont alors testés par leur effet sur les femelles mûres.

sultats.

1° ***Expériences d'interréaction.*** Le tableau ci-après exprime les résultats d'une expérience nterréaction (de nombreux résultats comparables ont été obtenus).

Pourcentage des individus ayant émis leurs gamètes

Dates (IV.1956)	T°	Mâles (500) Bac supérieur	Femelles (100) Bac inférieur	Femelles isolées (100) Bac témoin
		%	%	%
11	12°6	0	0	0
12	11°9	43	61	1
13	13°	77	79	1
14	13°4	100	100	12
15	12°5	100	100	43
16	12°	100	100	51
17	11°5	100	100	51
18	11°	100	100	67
19	11°	100	100	71
20	10°5	100	100	82
25	12°	100	100	85

Remarques :

1° Pour la séquence normale de la ponte dans le biotope d'Eyrac, voir le tableau XII.

2° Le 11.IV56 tous les individus étaient au stade III A1 ; les mâles de l'expérience ci-dessus ont été légèrement ulés (excitation mécanique) de façon à hâter l'émission du sperme. Le nombre de mâles ayant éjaculé a été déterminé ue jour en pratiquant une biopsie de la gonade.

Ces résultats montrent que les femelles isolées libèrent leurs gamètes avec un certain retard par rapport aux femelles soumises à l'influence du sperme. La ponte est assez brutale chez ces dernières et la quantité d'œufs émis est très importante, la vidange de la gonade est « subtotale » (stade Bv). J'ai pu également constater que les premières éjaculations chez les mâles (nuit du 11 au 12.IV) étaient suivies, après un délai d'une heure environ, par des pontes importantes chez les femelles du bac situé en contre-bas.

Par contre, la quantité d'œufs émis par les femelles isolées est souvent faible, rarement importante. Les animaux effectuent plusieurs pontes successives et la gonade passe par des stades de vidange « partielle ». La ponte s'échelonne ainsi sur plusieurs semaines.

Cette expérience préliminaire (confirmée par de nombreux résultats analogues) permet de supposer que le sperme a une action stimulante sur la ponte, chez des animaux mûrs.

Des expériences d'interréaction identiques aux précédentes, ont été réalisées afin de déterminer l'action du sperme sur des femelles appartenant aux différents stades sexuels : stades III A, B, C, CA1.

Méthodes. Pour ce faire, on choisit des mâles mûrs ou voisins de la maturité et on les stimule électriquement par la technique d'Iwata (1949). On peut constater que ces mâles éjaculent après un délai variable (de quelques minutes à quelques heures).

Pour avoir toujours des mâles mûrs on élève des mâles isolés (500 individus) dans un grand bac dans lequel les conditions externes restent constantes. L'expérience prouve que chez ces animaux soumis à des facteurs qui se modifient très lentement, la durée du stade III A est longue. Dès que l'on soumet ces mâles à un stimulus, on déclenche l'éjaculation. Ces mâles sont placés dans un bac qui se déverse dans un réservoir contenant les femelles à tester dont le stade sexuel a été préalablement déterminé (voir ci-dessus : méthodes).

On note, chez ces femelles, le nombre de pontes obtenues pendant les deux jours qui suivent. On établit un pourcentage (« taux d'excitabilité ») que l'on peut comparer alors aux résultats obtenus, en appliquant sur des mâles ou femelles isolés, au même stade et à la même date, des stimuli de nature mécanique ou thermique.

Résultats. Le tableau XV expose les résultats d'expériences réalisées en 1957. Des résultats comparables avaient été trouvés en 1955 et 1956.

Nous voyons que le « *taux d'excitabilité* » obtenu en stimulant les femelles par le sperme actif est toujours plus fort que le taux correspondant obtenu par les agents thermiques ou mécaniques. Par contre, la « zone excitable », période pendant laquelle les femelles répondent positivement à l'action du sperme, est moins largement étalée que dans le cas des résultats précédents (stimuli mécaniques ou thermiques).

La figure 31 montre que les courbes établies à partir de ces différents résultats sont partiellement superposables, mais que l'action du sperme ne provoque la ponte que pendant la fin du stade A (A2) ou le début du stade III B (vidange partielle).

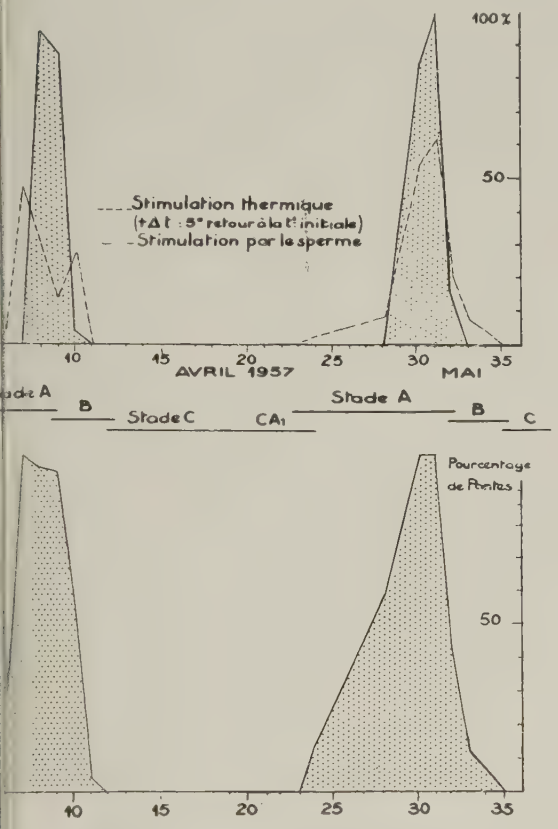
On voit donc qu'il existe ici, comme dans les expériences précédentes, un « stade excitable ou instable » pendant lequel la femelle réagit par une ponte à la présence de sperme dans l'eau de mer.

2° ***Action combinée de plusieurs stimuli*** (fig. 31). Les résultats sont exposés dans le tableau XV. Les pourcentages de pontes mis en évidence après l'application simultanée d'excitants mécaniques, thermiques et action du sperme sont plus grands, pour chaque date et chaque stade sexuel que lorsque l'on fait agir isolément chacun de ces excitants. Il semble donc que l'action de ces stimuli puisse se compléter pour « généraliser la ponte » dans une population de moules femelles. Ces notions seront discutées ultérieurement.

3° ***Essais de fractionnement des « substances actives ».*** L'influence du sperme sur les femelles mûres (III A) ayant été mise en évidence par les expériences ci-dessus, il fallait préciser la nature de cette action et ses modalités.

On sait que les spermatozoïdes de beaucoup d'invertébrés marins sont capables d'émettre dans l'eau de mer des substances nommées « *androgamones* » qui ont une action sur les œufs. Les recherches classiques de Lillie, Tyler, Rotschild ont permis de déceler ces substances et d'analyser la nature et les modalités de leurs actions sur les œufs.

Galstoff (1938) a pu isoler du sperme vivant d'*Ostrea virginica* une substance qui provoquait ponte des femelles mûres. Il précise que cette substance est soluble dans l'eau de mer et l'alcool ylique à 95° mais il ne formule aucune hypothèse quant à sa nature chimique.



. 31. — *Résultats de l'action de stimuli appliqués isolément ou simultanément (expériences du 5 avril au 5 mai 1957 sur* Mytilus edulis L. *femelle).* a) *pourcentages de pontes obtenues dans des lots de sujets mis en présence de sperme actif ou soumis à un choc thermique.* b) *pourcentages de pontes obtenues par application simultanée de plusieurs stimuli (sperme, choc thermique, excitation mécanique).*

Rappelons que cette « *hormone de Galtsoff* » est bien distincte de la « *diantline* », substance de nature nucléoprotidique émise dans l'eau de mer par les spermatozoïdes d'*Ostrea virginica* et découverte par Nelson (1940). Cette « diantline » est insoluble dans l'alcool, elle ne provoque pas la ponte chez les femelles mûres.

Les expériences exposées ci-dessus semblent prouver que les spermatozoïdes de *Mytilus* émettent dans l'eau de mer des substances qui provoquent l'émission des gamètes des femelles mûres. J'ai pu en effet constater que :

1) des broyats de sperme avaient la même action sur les femelles mûres que le sperme vivant ;

2) que l'eau de mer dans laquelle avait séjourné le sperme vivant était également efficace (cette eau de mer est filtrée afin d'éliminer le sperme — filtre pour l'épuration bactériologique des eaux).

J'ai essayé d'isoler les substances émises par les spermatozoïdes dans l'eau de mer.

Essai d'identification.

1° J'ai employé la technique de Galtsoff, qui consiste à extraire la substance par l'alcool à 95° à partir de gonades de mâles mûrs.

De grandes quantités (15 à 20 g) de gonades (manteau) sont ainsi prélevées et broyées au mortier avec du sable de Fontainebleau (le prélèvement est effectué sur des animaux qui commencent à éjaculer). Le broyat est traité pendant 3 à 4 jours par l'alcool à 95° à la température du laboratoire. L'extrait alcoolique est alors évaporé sous vide et le résidu est repris par l'eau de mer. L'efficacité ette substance a été testée chez des femelles mûres. Dans tous les cas elle a déclenché la ponte empérature et la salinité de l'eau dans ces expériences, étaient les mêmes que celles du biotope igine).

Le temps de latence entre l'introduction de la substance et la ponte est variable (de 15 minutes heures).

2° J'ai provoqué de nombreuses éjaculations par stimulation électrique, selon la technique ara (1949) des mâles mûrs (une centaine d'individus).

La circulation de l'eau de mer est arrêtée au moment de l'éjaculation et on laisse le sperme umuler dans le bac. On prélève cette eau de mer, on la garde au frais environ trois heures puis ltre. Une partie de ce filtrat est alors soumise à une dialyse pendant 24 h à 0°.

J'ai utilisé un dispositif très simple qui consiste à mettre le filtrat dans des boyaux de cellophane (d'un diamètre de 6 cm) qui sont fermés à une extrémité par un bouchon de verre. L'eau distillée qui baigne ce dialyseur est renouvelée toutes les deux heures. On contrôle de temps en temps la teneur en NaCl du filtrat, ce qui permet d'arrêter la dialyse. La fraction non dialysable est évaporée sous vide à la température du laboratoire.

Cette substance possède les caractéristiques chimiques et biologiques suivantes :

a) elle est soluble dans l'eau de mer et active, car elle provoque la ponte chez les femelles mûres ; elle est insoluble dans l'eau distillée ;

b) elle est soluble dans l'alcool à 95° à la température ordinaire, dans le benzène ou l'acétone ; elle présente donc des caractères de solubilité de certains lipides.

c) elle possède également les réactions des protides (Millon positif, ninhidrine positif, Biuret positif) ;

d) cette substance paraît être thermolabile, son activité est détruite par le chauffage à 55°-60° pendant 15 minutes.

Les caractères de solubilité dans l'eau de mer et l'alcool à 95° sembleraient montrer qu'il y a identité avec l' « hormone de Galtsoff ».

Il est possible que cette substance soit de nature *lipoprotéique* ce qui expliquerait ses caractères de solubilité communs aux protéines et aux lipides. Cette hypothèse provisoire pourrait trouver une confirmation histochimique dans des découvertes récentes dues à Mizuno (1956) et à Kinoshita (1956).

Ces savants ont prouvé l'existence, dans le spermatozoïde de certains invertébrés marins (dont *Mytilus edulis*), d'une lipoprotéine contenant du zinc. La localisation cytochimique de ce constituant a été réalisée par la méthode de Fujii (1954-55) : solution saturée de dithizone dans l'alcool à 60° diluée d'un égal volume d'une solution tampon au borate (pH 8.4). La coloration pourpre se développe au niveau de l'acrosome et de la pièce intermédiaire (Mizuno, 1956, fig. 1_a).

Dan (1955) a montré, grâce à une étude pratiquée au microscope électronique, que l'*acrosome des spermatozoïdes de Mytilus* émettrait une substance, le contenu acrosomien paraissant se vider dans l'eau de mer renfermant des œufs de la même espèce.

Il serait alors assez séduisant d'émettre l'hypothèse provisoire suivante. L'acrosome des spermatozoïdes renfermerait une lipoprotéine qui serait libérée au cours de la vie « pélagique » du sperme. Cette hormone irait exciter les femelles (actions sur les récepteurs sensitifs du manteau). Les individus mûrs réagiraient alors par une ponte.

L'excitation des femelles pourrait être déclenchée ou renforcée par l'action d'autres stimuli mécaniques ou thermiques.

2° Action des œufs sur les mâles.

Matériel et méthodes.

Des expériences dont les modalités étaient identiques aux précédentes ont été réalisées afin d'essayer de mettre en évidence une action des œufs ou de l' « egg-water » chez les mâles mûrs. Galtsoff (1940) a montré que l' « egg-water » pouvait provoquer l'éjaculation des huîtres mûres.

Résultats.

a) *Cas de Mytilus edulis* L. Les nombreuses expériences d'interréaction effectuées ne me permettent pas d'affirmer jusqu'ici que les œufs ou l' « egg-water » déclenchent l'éjaculation des mâles murs.

b) *Cas de Mytilus galloprovincialis* Lmk. Salines (1957) a pratiqué, sur mes suggestions, des expériences identiques chez *M. galloprovincialis*, en introduisant du broyat de femelles mûres dans des cristallisoirs renfermant des mâles mûrs. Il a pu ainsi mettre en évidence chez *M. galloprovincialis* une action des œufs comparable à celle qu'a décrite Galtsoff chez *O. virginica*.

Ces résultats sont encore trop fragmentaires pour que l'on puisse formuler autre chose que des ›othèses de travail. *Mytilus galloprovincialis* aurait peut-être un comportement légèrement différent celui de *Mytilus edulis ?*

3° Action du sperme sur les mâles.

S'il m'a été impossible de mettre en évidence une action des œufs sur les mâles mûrs, il semble le sperme puisse déclencher l'éjaculation des mâles mûrs comme l'a montré NELSON (1940) z *Ostrea virginica*. Si l' « hormone de Galtsoff » ne paraît avoir aucune action sur les mâles mûrs, contre j'ai pu isoler du sperme de *Mytilus edulis*, une substance active voisine de la « diantline » ouverte par NELSON et ALLISON (1940).

chnique.

De l'eau de mer renfermant une grande quantité de sperme est recueillie. Après une dialyse de h à 0°, la substance non dialysable est soumise à un traitement par l'alcool à froid pendant au ns 24 heures.

Le filtrat évaporé sous vide et repris par l'eau de mer est inactif. *Par contre la fraction insoluble issoute dans l'eau de mer est active* et provoque au bout de 20 minutes à une heure l'éjaculation mâles mûrs (stade A2).

sultats.

Cette substance semblerait être voisine de la « diantline de Nelson ». Elle présente les réactions protéines (ninhydrine, biuret, Millon) et des pentoses (réaction de Bial). Elle renferme en outre phosphore (réaction au molybdate d'ammonium). On pourrait penser qu'il s'agit comme pour la antline » d'une nucléoprotéine.

L'étude histochimique du spermatozoïde de *Mytilus edulis* m'a révélé la présence :

de D.N.A. dans le noyau

de granulations osmiophiles (plaque intermédiaire et grains de la base de l'acrosome)

d'une faible auréole pyroninophile autour du noyau (sans doute des ribonucléines)

d'une auréole colorable par le P.A.S. autour du noyau (polysaccharides)

d'activités enzymatiques décelables histochimiquement (réactions de Gomori des phosphatases cides et alcalines).

NELSON (1955) a pu identifier et extraire du flagelle des spermatozoïdes de *Mytilus edulis* une me (l'A.T.P. ase). Il est donc possible que les spermatozoïdes émettent dans l'eau de mer un léotide.

. Conclusions.

L'étude expérimentale de l'application de différents stimuli nous a révélé les faits nouveaux ants.

Les excitants ne sont efficaces qu'à certains stades physiologiques, « *stades instables* », qui espondent cytologiquement à l'acquisition de la maturité sexuelle : stade III A2, début du e III B. Leur action est nulle pendant la phase de restauration de la gonade : stade III C.

Des stimuli variés (mécaniques, chimiques, thermiques) ont pu déclencher la ponte ou l'éjacula- ; leur action est superposable. Il n'y a pas de stimulus électif.

Toutefois, l'action simultanée de plusieurs excitants conduit toujours à des émissions plus rtantes que celles que peut provoquer l'application de chacun d'entre eux pris isolément. Les s se renforcent donc (synergie).

3) Les variations thermiques doivent être brusques pour être efficaces. Il semble qu'il existe certaines limites thermiques entre lesquelles les émissions de gamètes sont seulement possibles. J'ai émis l'hypothèse que ces limites pourraient varier en fonction de la salinité.

4) Les spermatozoïdes émettent dans l'eau des substances qui agissent sur les femelles et les mâles mûrs en provoquant respectivement la ponte ou l'éjaculation. Des hypothèses ont été formulées quant à la nature chimique de ces substances.

5) L'action des œufs sur les mâles mûrs reste encore problématique.

Ces expériences permettent de penser que, dans les conditions naturelles, les premières émissions sont provoquées par une variation brusque des facteurs externes. Les premières éjaculations provoqueraient une généralisation de l'émission affectant les animaux mûrs, les substances émises par le sperme déclenchant soit des éjaculations, soit des pontes.

III. - FACTEURS INTERNES AGISSANT SUR CES EMISSIONS (ACTION DES GANGLIONS NERVEUX).

Les brusques changements des facteurs externes ne sont actifs que sur certains stades de l'évolution sexuelle (III A2, III Bi) chez lesquels ils provoquent l'émission des gamètes. Cette maturité « physiologique » des individus est évidemment sous l'influence de facteurs internes qui peuvent hâter ou inhiber la maturation des gamètes. En particulier, j'ai montré au cours du chapitre précédent que les étapes de la gamétogenèse étaient réduites en durée lorsque l'on élevait la température. Par ailleurs, les ganglions cérébroïdes étaient indispensables pour la réalisation normale du cycle sexuel. Toutefois, à la fin du stade II. les expériences exposées ci-dessus (chapitre III) indiquaient que l'ablation du cerveau semblait au contraire hâter la maturité sexuelle et permettre des émissions plus précoces et plus importantes chez les décérébrés que chez les témoins.

Pour préciser les modalités de cette action, j'ai réalisé en 1955-56-57 de nombreuses expériences. 1 500 animaux ont été opérés des ganglions cérébroïdes (ablation bilatérale) et environ 300 des ganglions viscéraux. Les techniques expérimentales ont déjà été exposées.

A. - Ablation des ganglions cérébroïdes.

a) Modalités des expériences.

Chaque lot d'opérés comprenait une vingtaine de mâles et de femelles. Les ablations ont été effectuées à des dates aussi rapprochées que possible afin d'étudier le comportement d'animaux appartenant à des stades différents (III A, III B, III C). Les individus décérébrés sont triés suivant les sexes et mis dans des bacs séparés afin d'éliminer les interréactions entre les individus.

On détermine simultanément (pour chaque date d'ablation) :

1° le stade d'évolution sexuelle des opérés, des témoins « traumatisés » et de la population (Eyrac) :

2° le « taux d'excitabilité » défini comme le pourcentage des réactions de ponte (ou d'éjaculation) obtenu en appliquant divers stimuli mécaniques ou thermiques sur des témoins.

On suit, au laboratoire, pendant une quinzaine de jours, les réactions des décérébrés et des témoins (on compte le nombre de pontes ou d'éjaculations mis en évidence dans chaque lot). Les femelles sont disposées dans de petits cristallisoirs afin de recueillir les œufs et d'évaluer ainsi le volume de la ponte.

Les mâles sont conservés dans des bacs isolés et soumis à un contrôle journalier. On fait bâiller la coquille et on repère l'allure macroscopique du manteau. Cet examen a l'inconvénient de provoquer un stimulus mécanique mais on ne peut s'en dispenser. Des témoins « traumatisés » sont élevés parallèlement, les examens ont lieu de façon identique.

Au bout de quinze jours à trois semaines, les animaux sont reparqués dans des cages situées ns le vivier flottant. Des examens macroscopiques sont effectués périodiquement ; des animaux nt sacrifiés de façon à suivre les différentes étapes de la gamétogenèse qui suivent, chez les érés, l'émission des gamètes. J'ai également repéré dans les deux lots les pontes ou les éjacula- ns ultérieures.

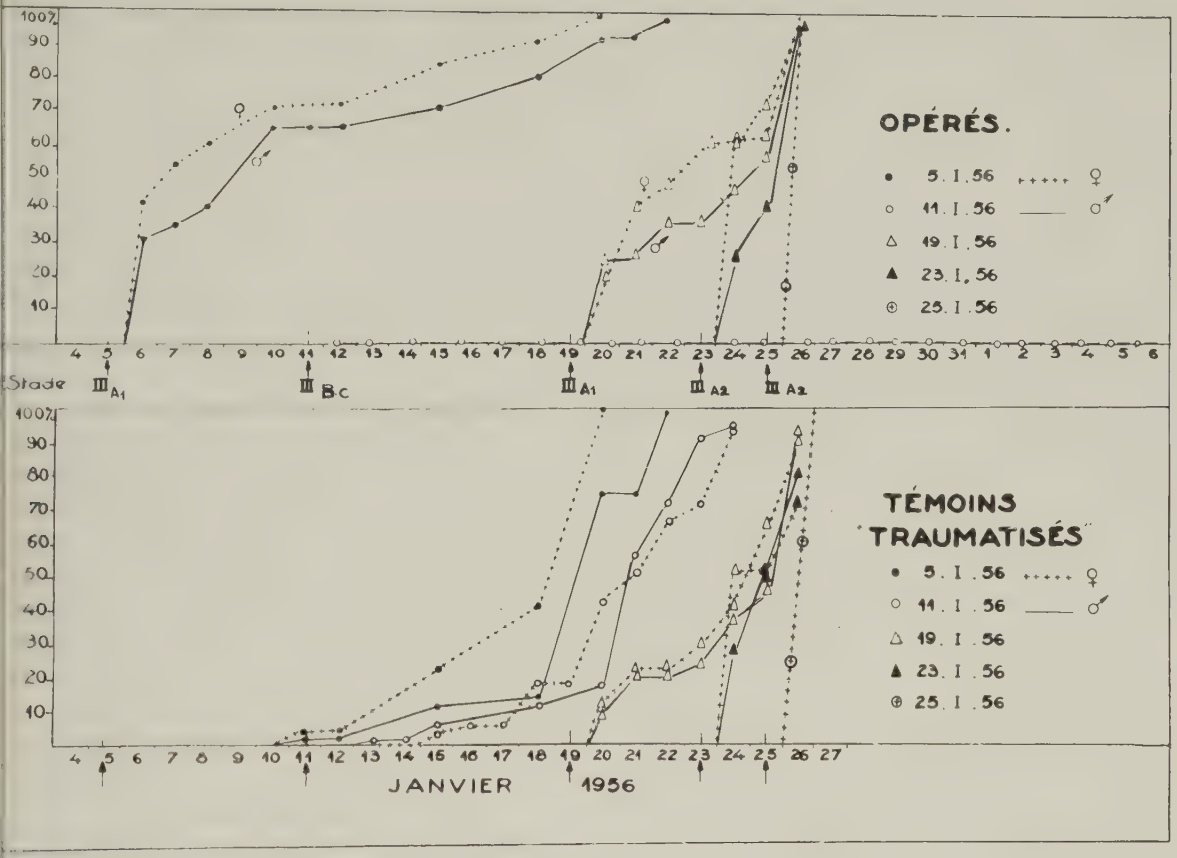


FIG. 32. — *Résultats des expériences d'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes sur* Mytilus edulis L., *effectuées en janvier 1956.* Animaux conservés au laboratoire. On détermine chaque jour la fraction de chaque lot ayant émis ses gamètes (dates en abscisses, pourcentage des émissions en ordonnées). Les dates des interventions sont marquées par une flèche sous laquelle est indiqué le stade sexuel des sujets opérés.

b) Résultats des expériences.

Les résultats d'expériences effectuées en 1956 sont exposés dans les tableaux XVII et XVIII 32 et 33).

Par désir de concision, je ne peux consigner ici tous les résultats obtenus pendant les années 5. 1956, 1957.

Les perturbations provoquées par l'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes sont souvent différentes et fonction du stade sexuel de l'animal au moment de l'opération.

Dans une publication antérieure (LUBET, 1955), j'avais émis l'hypothèse que l'ablation des gan- ns cérébroïdes hâtait la maturité sexuelle et que l'animal devenait réceptif aux stimuli qui enchent l'émission des gamètes. Les recherches entreprises en 1956 et 1957 confirment cette othèse et précisent la nature des perturbations observées chez les opérés.

L'étude histologique des populations témoins (1955, 1956, 1957) a permis de connaître le déroulement normal du cycle sexuel et de déterminer certains stades caractéristiques. Il était en effet fondamental de repérer très exactement l'état des gonades au moment de l'intervention ainsi que l' « état physiologique » des opérés (réactions aux stimuli).

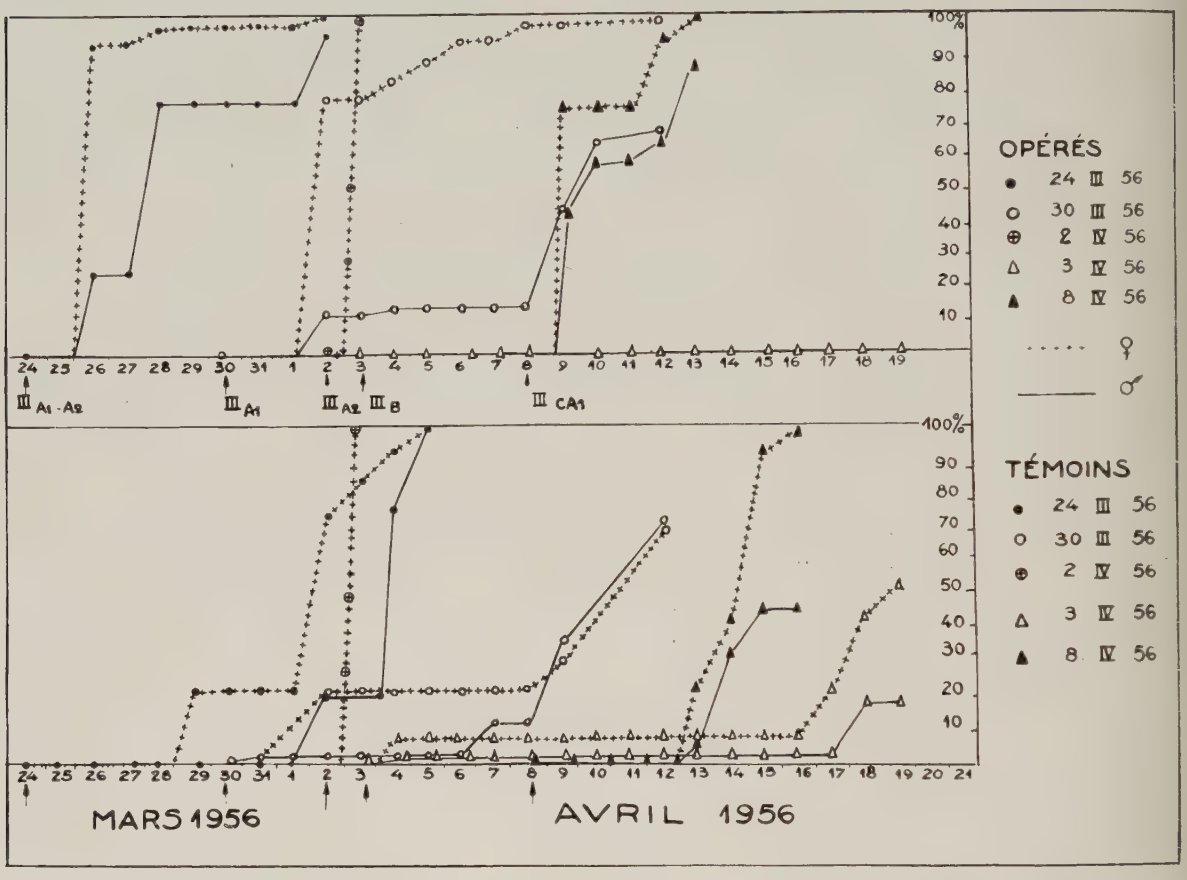


FIG. 33. — *Résultats des expériences d'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes sur* Mytilus edulis L., *effectuées en mars et avril 1956.* Mêmes conventions que pour la fig. 32.

L'analyse de l'incidence de l'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes sur la séquence et les modalités du stade III, va nous amener à retrouver des résultats déjà mis en évidence, au chapitre précédent ; deux types d'effets peuvent être décelés :

a) une action sur la séquence et les modalités des émissions de gamètes ;

b) une action sur la durée de la phase de restauration qui suit les émissions déclenchées par les ablations.

1° ***Action sur la séquence et les modalités des émissions.***

Ablations pratiquées au cours des différentes étapes du stade III.

Stade III A1. Ce stade a été défini ci-dessus : les animaux n'émettent pas leurs gamètes lorsqu'ils sont excités ou que les émissions sont très faibles.

L'ablation provoque, le lendemain même, des pontes ou des éjaculations affectant une partie rtante de la population. *La vidange des gonades des opérés est plus rapide et plus complète que des témoins.* Chez ceux-ci on trouve un grand nombre d'émissions partielles, surtout pendant ois d'hiver (ablations du 5.I.56). La ponte ou l'éjaculation est donc plus « étalée » que chez les és.

L'ablation paraît donc déclencher la maturation des oocytes et faciliter l'émission des gamètes. ns également (fig. 32) que le pourcentage des pontes est plus important que celui des éjacula- mais ceci aussi bien chez les opérés que chez les témoins.

Stade III A2. Les mâles et les femelles émettent leurs gamètes lorsqu'ils sont stimulés.

On ne peut alors déceler de perturbation causée par l'ablation. Le pourcentage et la séquence missions sont comparables chez les opérés et les témoins. On assiste à des émissions brutales subtotales », la vidange de la gonade s'effectuant en 2 à 3 jours (par exemple, les 23 - 25.I.56 V.56).

Cette similitude de comportement entre opérés et témoins provient du fait que le traumatisme par l'ablation d'une fraction de coquille fait office de stimulus mécanique. Cette excitation oque dans les deux cas (opérés et témoins traumatisés) la ponte ou l'éjaculation.

Stade III B. Le taux de mortalité opératoire est très grand lorsque l'on pratique l'ablation fin de ce stade (de 60 à 70 %).

a) Si l'animal opéré est au stade III Bi (vidange partielle) l'ablation provoque des émissions de tes alors que les témoins traumatisés ne pondent ni n'éjaculent (ou très peu) pendant la même de.

On observe donc dans ce cas une différence de comportement entre témoins et opérés, les émis- des opérés étant en avance sur celles des témoins.

b) Si l'on a affaire à un cas de vidange total (stade III Bv), on n'assiste évidemment à aucune ion de gamètes.

Nous verrons ultérieurement que l'ablation pratiquée au stade III retarde la durée de la phase stauration des gonades (stade III C). L'émission suivante a un retard de trois semaines à un chez les opérés) sur celle que l'on peut observer chez les témoins traumatisés (exemple : opéra- du 3.IV.56).

Stade III C. L'analyse expérimentale montre que les ablations pratiquées au cours de ce stade sent à des résultats comparables à ceux que nous avons exposés pour le stade II (chapitre III).

Pratiquée au début du stade III C, l'ablation retarde considérablement la prochaine émis- Les résultats sont identiques à ceux que nous avons exposés antérieurement (exemple : opéra- du 11.I.56). Des contrôles histologiques montrent que les phénomènes de gamétogenèse sont urs (vitellogenèse ou spermatogenèse).

° A partir d'un certain état d'évolution (fin de la gamétogenèse) on observe au contraire III CA1) que l'ablation hâte considérablement l'émission des gamètes qui peut s'effectuer es opérés avec plusieurs jours d'avance sur les témoins traumatisés (par exemple pour les tions du 8.IV.56, les opérés étaient « vides » les 1-3.IV.56 alors que les témoins ne l'étaient 16.IV.56).

Conclusions. L'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes pratiquée aux stades CA1 (fin du C), A1 et B (dans le cas de émissions partielles) provoque la maturation des gamètes. On alors observer des émissions plus précoces et plus complètes que chez les témoins.

lus l'on se rapproche du « stade excitable » : III A2, plus le décalage entre les émissions des et des témoins devient faible. Les résultats sont comparables lorsque l'animal a atteint le A2. On peut alors considérer que l'ablation (opérés) et le traumatisme (témoins) jouent le rôle stimulus mécanique qui déclenche l'émission.

Lorsque l'animal est opéré au cours du stade B (vidange totale) ou au début du stade C (gamétogenèse) l'émission des gamètes est retardée par rapport à celle des témoins. Nous allons voir que les processus de vitellogenèse et de spermatogenèse (phase de restauration) sont plus longs chez les opérés que chez les témoins.

2° ***Action sur la séquence et les modalités des phénomènes de gamétogenèse.***

J'ai suivi, après l'émission des gamètes, chez les opérés et les témoins, l'évolution de la gonade de façon à déterminer la durée du stade III C et les modalités histologiques de la gamétogenèse.

Animaux opérés au cours des différentes étapes du stade III.

Stade III A. La durée de la phase de restauration observée chez les décérébrés est très longue par rapport à celle des témoins. Elle s'étend en général sur deux mois. La gamétogenèse n'est jamais aussi importante que chez les témoins (volume plus restreint des gonades). Le comportement de ces animaux rappelle celui qui a été mis en évidence lorsque l'ablation était effectuée au stade I.

Le tableau suivant montre, sur quelques exemples (femelles), la durée de la phase de restauration chez opérés et témoins « traumatisés ».

Date opération	Stade	Ponte	Durée du stade III C	Ponte suivante
2.IV.56 ..... (opérés)	III A2	3-4.IV	jusqu'au 10.VI	12-16.VI
Témoins 2.IV.56	III A2	3-11.IV	jusqu'au 11.V	5-11.V
30.III.56 ..... (opérés)	III A1	2-12.IV	jusqu'au 17.VI	20-27.VI
Témoins 30.III.56	III A1	2-20.IV	jusqu'au 30.V	1-10.VI
24.III.56 ..... (opérés)	III A1	26-III-3.IV	jusqu'au 18.VI	18-24.VI
Témoins 24.III.56	III A1	26-III-6.IV	jusqu'au 27.IV	30.IV-6.V

N.B. — Des résultats analogues ont été trouvés avec les mâles.

L'étude comparée du déroulement des phénomènes sexuels chez les décérébrés et les témoins montre également des différences quant à la séquence des émissions post-opératoires. Les pontes (ou éjaculations) chez les témoins « traumatisés » sont séparées par un intervalle moyen d'un mois comme pour les animaux des stations naturelles. Les dernières émissions ont lieu à la fin du mois de mai. Le comportement de ces animaux est donc en tous points semblable (sauf pour la première ponte qui suit le traumatisme) à celui des moules du biotope d'origine (Eyrac). Les séquences des phénomènes sexuels sont modifiées chez les opérés. Lorsque l'ablation a lieu au cours du stade III A, j'ai montré que l'on observait des émissions plus précoces et plus importantes chez les décérébrés que chez les témoins. Après cette émission, les gonades des opérés sont le siège de phénomènes de restauration de longue durée et de faible importance. Il s'ensuit que pendant la durée de ce stade III C les témoins présentent souvent deux émissions successives. Lorsque les gonades sont à nouveau mûres chez les opérés, il se produit une nouvelle ponte (ou éjaculation) étalée et de faible importance. Ces animaux entrent alors dans une phase de repos sexuel (III D).

Nous voyons donc que les ablations allongent la durée du stade III C, inhibent l'activité génitale éduisent le nombre de pontes post-opératoires.

Comme je l'ai indiqué ci-dessus (chapitre III) les oocytes des opérés sont moins riches en les et leur croissance est plus lente que chez les témoins. Le nombre de gamètes ainsi formés, ès l'ablation, est toujours réduit, ce qui explique la faible importance des émissions post-ratoires.

Stade III B. Lorsque l'ablation est effectuée au cours du stade III B, la période de maturité uelle post-opératoire est plus rapprochée que dans le cas précédent. La durée de la phase de auration est donc moins longue chez ces animaux mais elle excède encore celle que l'on peut tre en évidence chez les témoins (exemple : les opérés du 11.I.56 ont pondu entre le 20 et le I.56, alors que les témoins avaient tous émis leurs gamètes le 26.I.56).

Stade III C. L'acquisition de la maturité sexuelle post-opératoire est également retardée par port aux témoins, mais beaucoup moins que dans les deux cas précédents (opérations aux es III A et B). Elle l'est d'autant moins que l'on se rapproche de la fin du stade III C. Ces statations rappellent les résultats obtenus lorsque les opérations portent sur les stades I et II chapitre III). Comme je l'ai signalé dans ce dernier cas, quand l'opération est effectuée à la du stade III C (les phénomènes de gamétogenèse sont alors presque terminés), les effets obtenus identiques à ceux que produisent les ablations pratiquées au stade III A (maturation de la ide, accélération de l'émission des gamètes). On retrouve donc ici, à un certain degré d'évolu- de la gamétogenèse, une « *zone critique* » identique à celle qui a été mise en évidence pour le e II. La phase de restauration qui suit la ponte (ou l'éjaculation) est alors très longue et de re de deux mois.

c) Conclusions.

Les résultats obtenus en pratiquant des ablations sur des individus qui appartiennent aux diffé- s « étapes du stade III » confirment et complètent les résultats obtenus précédemment (cha- III).

1° L'ablation bilatérale semble hâter la maturation des gamètes lorsqu'elle est pratiquée sur animaux chez lesquels la gamétogenèse est presque terminée ou achevée (stades III CA1 et A) [1]. Par ailleurs, les animaux sont plus réceptifs aux stimuli externes que les témoins. A ce os il me paraît intéressant de signaler que pendant des mois d'hiver très froids (février 1956), animaux décérébrés ont pu émettre leurs gamètes par des températures de l'ordre de 4 à 5° C que les témoins mûrs ou les animaux des stations naturelles étaient incapables de pondre ou uler à cette température. On peut alors se demander si l'ablation ne déterminerait pas un abais- nt de la limite thermique inférieure de ponte ?

2° Après ces pontes ou éjaculations post-opératoires, la durée de la phase de restauration des des (stade III C) est beaucoup plus longue chez les opérés que chez les témoins. Cette durée l'autant plus grande que l'ablation a été pratiquée à un stade antérieur plus éloigné du III C, c'est-à-dire respectivement au cours des stades III B et III A ou III CA1 précédents.

Ces résultats seront discutés après l'étude des effets des ablations de ganglions viscéraux.

Ablation des ganglions viscéraux.

Les résultats de ces opérations sont exposés dans le tableau XIX. Les graphiques construits rtir de ces données mettent en évidence les faits suivants (fig. 34) :

a) L'ablation des ganglions viscéraux freine l'émission des gamètes, dans les deux sexes. qu'il y a ponte ou éjaculation, celles-ci ne sont jamais très importantes ; des fractions de la de restent alors remplies de gamètes. Enfin, chez un certain nombre d'animaux, les émissions ctuent longtemps après l'opération (un mois environ), alors que les témoins ont tous émis gamètes.

1) Tous les oocytes émis par les opérés sont parfaitement fécondables et se développent alors normalement.

b) Ces effets semblent être indépendants du stade où a été pratiquée l'intervention, sauf dans le cas du stade III A2. On constate alors que l'opération est suivie d'abondantes émissions (vidange presque totale des gonades) et ce comportement rappelle celui que j'ai déjà signalé lorsque l'on extirpait les ganglions cérébroïdes au cours du stade A2. Il est vraisemblable que cet effet identique est dû à la même cause. Les animaux opérés sont alors au « *stade instable* » et les traumatismes causés par les ablations font effet de « stimuli mécaniques » qui provoquent les émissions.

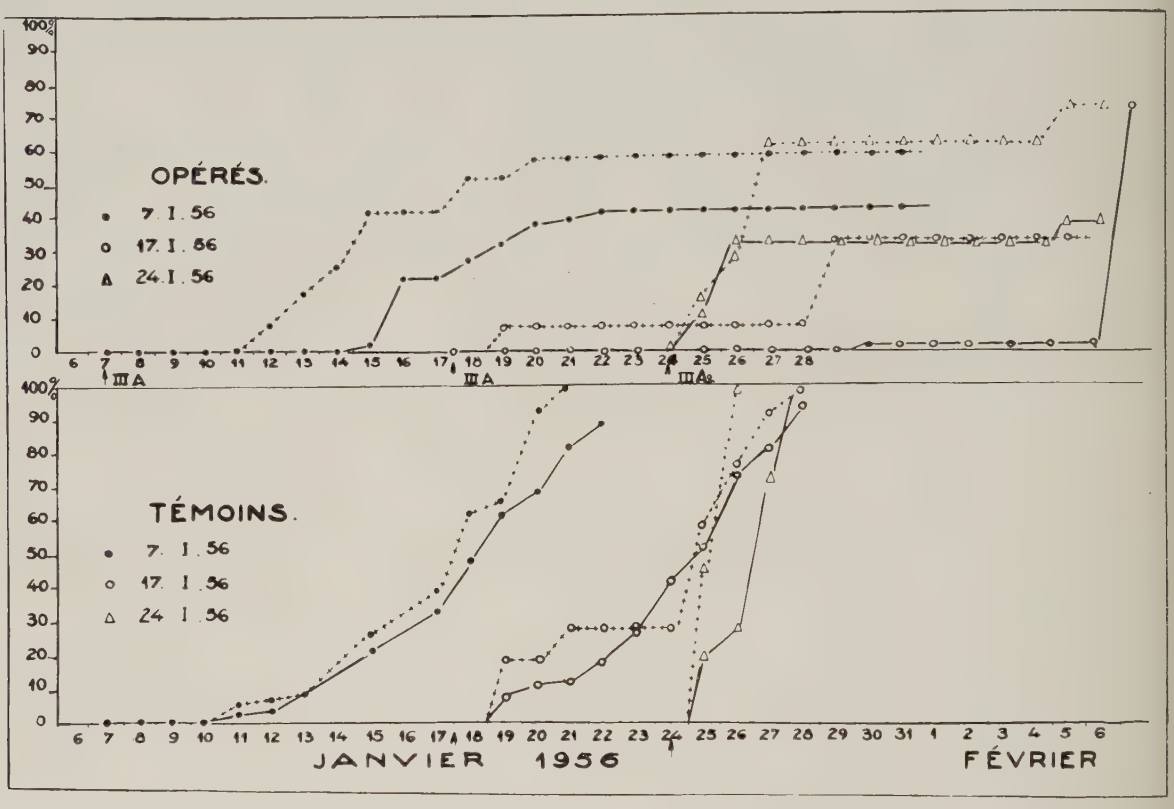


FIG. 34. — *Résultats des expériences d'ablation bilatérale des ganglions viscéraux sur* Mytilus edulis L., *effectuées en janvier 1956.* Mêmes conventions que pour la fig. 32.

c) Lorsque les animaux opérés ont émis leurs gamètes, la durée de la phase de restauration post-opératoire de la gonade (III C) est légèrement plus longue que chez les témoins, sans pour autant atteindre la durée que nous avons constatée dans le cas de certaines ablations des ganglions cérébroïdes (III A). Le temps moyen est environ de un mois et demi avant l'émission suivante.

L'interprétation de ces résultats est très difficile car on ne connaît à peu près rien du rôle physiologique des ganglions viscéraux. On peut d'abord émettre l'hypothèse que ces ganglions agissent comme relais nerveux. L'ablation privant l'animal de ces centres, les stimuli n'auraient qu'une action limitée car les récepteurs périphériques seraient isolés. Ceci pourrait alors expliquer l'étalement de la ponte et les phénomènes de vidange partielle des gonades. Ultérieurement, des suppléances nerveuses pourraient s'établir pour remédier à l'absence des ganglions (en particulier par la voie du nerf circumpalléal).

On peut également supposer que les ganglions cérébroïdes et viscéraux ont des actions antagonistes sur la maturation des gamètes, les cérébroïdes inhibant la maturation, les viscéraux l'accélérant. Cette action pourrait être indirecte (par un contrôle du métabolisme) ou directe par l'action

les gamètes des neurohormones. L'influence des ganglions cérébroïdes n'étant plus freinée après lation des viscéraux, la maturation des gamètes s'effectuerait plus difficilement. La durée de la se de restauration semblant être peu affectée par l'ablation des ganglions viscéraux, on peut lement émettre l'hypothèse que les phénomènes de gamétogenèse sont sous la dépendance directe indirecte des ganglions cérébroïdes.

Enfin, je voudrais attirer l'attention sur une observation qui pourrait apporter des faits nouux en matière de physiologie nerveuse des bivalves et ouvrir un champ d'investigations très ressant. J'ai émis l'hypothèse que les ganglions cérébroïdes et viscéraux pourraient avoir des ons antagonistes. J'ai en effet constaté les faits suivants :

1° L'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes provoque une augmentation considérable du us du muscle adducteur postérieur des valves. Celles-ci ne s'ouvrent que très faiblement, la ge externe du manteau est contractée, l'ostiole est très resserrée.

2° Les animaux opérés des ganglions viscéraux présentent un comportement tout à fait osé. Les valves sont largement écartées, la frange du manteau largement étalée et le diamètre l'ostiole très important (la forme de l'ostiole est alors ellipsoïdale alors que dans le cas préent elle était presque linéaire).

On peut donc émettre l'hypothèse que le tonus du muscle adducteur postérieur des valves, bords du manteau et de l'ostiole est diminué par les ganglions cérébroïdes et augmenté par les glions viscéraux. Ces constatations rejoindraient celles de Buddenbrock sur *Pecten maximus* L. tions de connectifs nerveux).

Discussion des résultats des ablations.

Les résultats exposés appellent quelques remarques.

a) La mise en évidence d'une action des ganglions nerveux sur le tonus de certains muscles nettrait alors d'expliquer, dans une certaine mesure, les résultats des ablations. Les animaux res des ganglions cérébroïdes libèreraient facilement leurs gamètes lorsque ceux-ci sont près de naturité ou mûrs par suite d'une augmentation de pression à l'intérieur des follicules. Le tonus muscles du manteau augmentant, le diamètre des follicules serait réduit et cela provoquerait upture des pédicelles des oocytes ou l'évacuation du sperme. Les expériences d'Iwata pournt apporter des arguments à cette thèse. Les stimuli électriques ou ioniques provoqueraient de ques contractions musculaires déclenchant la ponte ou l'éjaculation. Toutefois cette hypothèse plique pas pourquoi on assiste chez les décérébrés à une brusque maturation des oocytes. Si phénomènes musculaires peuvent en effet rendre compte des effets dynamiques, cette hypothèse insuffisante pour rendre compte du fait que l'on assiste aussi à des changements cytoloes (éclatement de la vésicule germinative, homogénéisation du contenu cellulaire, disparition nucléole) qui sont les signes de la maturation des oocytes. Cette constatation appelle donc une relle hypothèse : les ganglions cérébroïdes inhiberaient directement ou indirectement la matun des gamètes. La ponte ou l'éjaculation ne pourraient se produire que lorsque cette inhibition levée. Les animaux deviendraient alors brusquement réceptifs à l'action des stimuli externes ons mécaniques, variations thermiques ou salines, action du sperme). On ne peut dire encore tte inhibition est sous la dépendance des neurohormones.

b) Les expériences exposées dans les chapitres III et IV montrent également que les ganglions broïdes favorisent l'évolution de la gamétogenèse. On ne peut dire si cette action est indirecte irecte et si dans ce dernier cas les neurohormones interviennent. En se fondant sur les images logiques décrites précédemment (vidange du produit avant et pendant les émissions) on peut tre l'hypothèse que l'absence du produit de sécrétion retarde l'évolution de la gamétogenèse rs de la phase de restauration. Ceci expliquerait pourquoi les perturbations produites par les ions sont de moindre importance lorsque l'opération est pratiquée au stade B ou au début tade III C.

c) Enfin, l'ablation des ganglions viscéraux montre que leur intégrité est indispensable au lement normal des phénomènes sexuels, ces centres paraissant agir comme d'importants

relais. Là encore, on peut supposer que l'ablation inhibe la ponte non seulement en rendant inefficaces les excitations périphériques mais aussi en diminuant le tonus des muscles du manteau.

Cette discussion fait ressortir la complexité du problème. On ne peut émettre jusqu'ici que des hypothèses provisoires et il est encore impossible de déceler le rôle exact des neurohormones. J'ai vainement tenté de réaliser des expériences de greffes mais je n'ai eu que des échecs par suite de l'impossibilité de réaliser des sutures dans les tissus. Par ailleurs, j'ai également réalisé des expériences d'ablations unilatérales de ganglions nerveux. Par suite du petit nombre de ces expériences, les résultats sont d'interprétation très délicate et de nouvelles recherches sont encore nécessaires. Toutefois, il ressort des premiers examens que les effets de ces ablations sont intermédiaires entre ceux que l'on constate chez les individus des opérations bilatérales et le comportement normal des témoins traumatisés.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE IV.

Les recherches exposées dans ce chapitre avaient pour but de préciser les séquences et les modalités normales de l'émission des gamètes chez *Mytilus edulis* L.

Les principaux faits suivants ont été acquis.

1° La durée de la période de reproduction (stade III A) est étalée, ce qui permet aux individus d'effectuer plusieurs émissions successives. La séquence des pontes (ou éjaculations) est fonction de la vitesse de restauration de la gonade. Dans les conditions normales, l'intervalle qui sépare deux émissions est environ d'un mois. Il peut être moindre si l'émission précédente est faible. Certains facteurs externes peuvent accélérer la vitesse des phénomènes de gamétogenèse (stade III C). Une élévation de température (il ne faut pas toutefois que la température dépasse 20° C), une abondante nutrition hâtent la formation des gamètes.

2° L'étude, pendant plusieurs années, d'une population de la zone intercotidale, montre une certaine périodicité des émissions. Celles-ci peuvent souvent s'effectuer pendant ou peu de temps après les marées de vives-eaux. Il arrive quelquefois que la durée de la période de restauration soit différente chez certains individus de la population (15 jours à trois semaines pour ceux qui ont pondu partiellement, un mois pour ceux qui ont effectué de fortes émissions).

Ces comportements introduisent alors des décalages entre les périodes de maturité. La population d'un biotope peut être ainsi fragmentée en plusieurs groupes, ce qui complique l'analyse des phénomènes.

3° Dans chaque groupe, le nombre de mâles éjaculant est sensiblement le même que celui des femelles qui pondent. Les émissions ont lieu le plus souvent pendant la nuit. L'observation des variations des facteurs biotiques paraît indiquer que certaines émissions pourraient être déclenchées par de brusques variations des conditions environnantes. Des recherches expérimentales sont venues préciser la nature de ces actions. Les faits acquis ont été les suivants :

1) Les animaux ne réagissent aux variations brusques (entre certaines limites) des facteurs externes que pendant un stade physiologique très précis et limité dans le temps. Ce « *stade instable* » (III A2) peut être caractérisé cytologiquement (voir chapitre II). L'action des stimuli externes déclenche alors la ponte ou l'éjaculation.

2) Tout changement brusque des facteurs externes est efficace, entre certaines limites (limites thermiques par exemple). Il ne semble pas y avoir de stimulus électif. L'action simultanée de plusieurs excitants est en définitive plus importante que celle que donne chacun d'eux pris isolément. Ces faits ont été mis en évidence par l'application d'excitants mécaniques, thermiques et chimiques (variations de salinité).

3) Le sperme actif semble sécréter dans l'eau de mer des « fertilisines ». Deux substances (ou pes de substances) ont pu être ainsi mises en évidence par les effets qu'elles produisent. Une ière « fertilisine » serait comparable à l' « hormone de Galtsoff ». Elle provoque la ponte des lles réceptives (stade III A2). L'analyse de certains caractères de solubilité apparenterait hypo- quement cette substance (ou ce complexe) au groupe des lipoprotéines. La deuxième « ferti- » serait comparable à la « diantline » et déclenche l'émission du sperme chez les mâles ables.

Ces résultats expérimentaux permettraient d'expliquer l'action des facteurs externes sur les aux mûrs. La phase instable coïncide le plus souvent (durée du stade III C) avec les périodes prtes marées. L'action des stimuli est alors maximum : différences importantes de pression pstatique, forts courants, variations brusques de températures entre l'air et l'eau, durée impor- de la phase d'émersion. Ces changements brusques déclencheraient alors des émissions. La ralisation de la ponte ou de l'éjaculation serait due à l'intervention des substances émises par erme.

Les expériences d'ablations bilatérales montrent que les ganglions cérébroïdes et viscéraux ent un contrôle important sur l'émission des gamètes et les séquences de la phase de gamé- èse qui suit la ponte ou l'éjaculation.

L'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes pratiquée avant le « stade instable » (III CA1, 1) hâte la maturation des gamètes et déclenche de ce fait des émissions plus précoces. Par rs, l'absence de ganglions cérébroïdes retarde l'acquisition (après cette émission) de la matu- exuelle suivante. L'intégrité des ganglions viscéraux semble également indispensable au dérou- t normal des phénomènes, l'ablation bilatérale retardant (sauf au stade III A2) l'émission des tes.

DEUXIEME PARTIE

RECHERCHES EFFECTUEES SUR *CHLAMYS VARIA* Linné

ET QUELQUES AUTRES ESPÈCES DE PECTINIDÉS

INTRODUCTION

Les résultats qui vont être exposés dans cette deuxième partie sont très fragmentaires. Je les rassemble dans ce mémoire, malgré leur hétérogénéité, car ils apportent des faits nouveaux sur le fonctionnement sexuel de *Chlamys varia* L. En effet, malgré un gonochorisme apparent, cette espèce présente un comportement d'hermaphrodite successif. Mon désir était d'étudier expérimentalement le déterminisme de ces changements de sexe. Malheureusement le début de ces recherches a coïncidé avec la disparition quasi-totale des *Chlamys* dans le bassin d'Arcachon. Pour les mêmes raisons, l'étude expérimentale de l'émission des gamètes n'a pu donner que des résultats très incomplets.

Stations prospectées.

Le matériel étudié provient de gisements naturels du bassin d'Arcachon ou de la région de Rochefort et de La Rochelle.

A) *Bassin d'Arcachon.* Les gisements naturels de « pétoncles » (*Chlamys varia*) étaient autrefois très riches dans le bassin et soumis à une exploitation intense de la part des populations riveraines. La pêche était ouverte par l'Inscription maritime fin décembre-début janvier et durait environ un mois. Ces gisements ont perdu de leur importance en 1952 et ont presque complètement disparu en 1953. En 1958, toutefois, de petites populations semblaient s'être reconstituées dans le chenal du Teychan. Ces animaux se rencontrent toujours dans l'horizon infralittoral. Ils sont fixés par leur byssus à des amas de coquilles de mollusques cimentés par des Hermelles ou à des blocs de rochefer (chenal du Teychan). Les causes de la disparition de *Chlamys varia* sont certainement multiples mais je crois qu'il y a lieu d'invoquer surtout les changements hydrologiques survenus pendant les hivers 1952 et 1953 où de très fortes pluies provoquèrent des chutes considérables de salinité (la salinité était tombée, au Mouleau, dans une zone normalement soumise à des influences marines, entre 11 et 15 ‰ à marée haute). Or, Letaconnoux et Audouin (1956), ont montré, par une étude hydrologique minutieuse des gisements naturels de la région de La Rochelle que ces animaux résistaient très mal à des salinités inférieures à 20 ‰. Il est donc possible que la limite de salinité inférieure ayant été dépassée pendant un temps trop long, la plus grande partie de la population ait disparu. Par ailleurs, la pêche très importante effectuée par les professionnels a certainement causé une diminution du stock. Celle-ci s'est encore aggravée du fait que beaucoup d'amateurs de pêche sous-marine récoltent assez facilement ces mollusques. Enfin la disparition des cha-

lutiers à vapeur a privé les *Chlamys* de substrats constitués par les blocs de machefer ; les jeunes animaux trouvaient dans les anfractuosités d'excellents refuges contre les prédateurs (Etoiles de mer).

On rencontrait également, parmi les « pétoncles » des gisements naturels, quelques « vanneaux » (*Chlamys opercularis* L.). Cette dernière espèce a presque complètement disparu. Enfin, les *Pecten maximus* L. étaient autrefois très abondants dans le bassin d'Arcachon. On les pêchait principalement sur les fonds sableux de l'horizon infralittoral situés à la limite d'herbiers de *Zostera marina* ou pourvus de « pelouses » clairsemées (stations des Hosses, du Courbey et de Lahillon). Ces riches gisements ne renferment plus que de rares individus, mais dans la lagune de Pineau (« Petit Nice »), il existe encore un gisement assez riche bien qu'il soit actuellement pillé par les amateurs de pêche sous-marine.

B) *Région de La Rochelle-Oléron.* Grâce à de fréquents envois de matériel en provenance de la région de La Rochelle-Oléron et à des prospections effectuées en 1952 et 53 dans la région de Marennes à l'aide de la vedette-garde-côtes, j'ai pu suivre comparativement le cycle sexuel de plusieurs populations. L'étude hydrologique de cette région a été récemment publiée par Letaconnoux et Audouin (1956).

Les problèmes étudiés.

Le cycle annuel de reproduction des principales espèces de Pectinidés des côtes de France est très mal connu. J'ai donc essayé de combler cette lacune afin de pouvoir tenter ultérieurement des comparaisons entre le comportement des principales espèces dans différents districts de leur aire de répartition.

1° J'ai étudié tout d'abord les modalités des phénomènes sexuels pendant plusieurs années, chez *Chlamys varia, Chlamys opercularis* et *Pecten maximus*. Les résultats obtenus chez ces deux dernières espèces n'apportent pas de faits nouveaux : il s'agit bien d'hermaphrodites simultanés. Mais l'étude de *Chlamys varia* révèle l'existence d'un hermaphrodisme successif. Découvert par la méthode statistique (étude de la sex-ratio), ce phénomène a été mis en évidence grâce à des élevages ou à des marquages d'individus.

2° Il était important de préciser alors les séquences et les modalités d'un cycle sexuel (étude de la gamétogenèse) afin de pouvoir situer la date des inversions sexuelles. Les différentes étapes de la formation des gamètes ont été étudiées ainsi que la séquence des émissions.

CHAPITRE I

LES PHÉNOMÈNES SEXUELS CHEZ LES PECTINIDÉS

ANALYSE DU CAS DE *CHLAMYS VARIA* L.

Dans une excellente mise au point, Coe (1949) a analysé les différentes modalités des phénomènes de sexualité observés chez les Pectinidés. En effet, de nombreuses espèces ont été étudiées, soit par cet auteur, soit par Fullarton (1890), Belding (1910), Gutsell (1931), Dalmon (1935), Tang (1941), Letaconnoux et Audouin (1956).

Après avoir rappelé brièvement les différents résultats acquis grâce à ces travaux, j'analyserai le comportement sexuel de *Chlamys varia* L.

I. - SEQUENCES DES PHENOMENES SEXUELS CHEZ QUELQUES PECTINIDES.

L'étude des variations de la sexualité chez les Pectinidés est extrêmement instructive. Toutes les transitions existent en effet entre des espèces possédant deux gonades (mâles et femelles) fonctionnelles et des espèces hermaphrodites successives ou gonochoriques.

Les exemples qui seront cités ci-après sont presque tous tirés du travail de Coe.

A. - Gonochorisme.

On ne connaît jusqu'ici qu'une seule espèce de cette famille qui semble gonochorique. Il s'agit de *Pecten magellanicus* Gmelin = *P. tenuicostatus* Drew. Drew (1906), Dakin (1909) et Coe (1949) affirment tour à tour que les sexes sont séparés.

B. - Hermaphrodisme successif.

Certaines espèces peuvent paraître gonochoriques mais ce n'est qu'une apparence. En anticipant sur des résultats qui seront exposés ultérieurement mais qui ont déjà été partiellement publiés (Lubet, 1953) on peut ranger dans cette catégorie *Chlamys varia* et peut-être aussi *Chlamys distorta*.

Pelseneer (1927) considère cette espèce comme unisexuée, mais Dalmon (1935) prétend, sans apporter aucune preuve d'ordre statistique ou histologique ni sans citer aucune référence bibliographique que *Chlamys varia* est hermaphrodite. « La glande mâle », dit-il, « arrive à maturité avant la glande femelle, il y a protandrie. La fécondation est donc croisée. » Ces renseignements laisseraient supposer que *Chlamys varia* possède simultanément les deux glandes (cas d'hermaphrodisme simultané avec protandrie). Toutefois, dans un travail postérieur, Dalmon (1939) décrit comme raretés des individus chez lesquels coexistent un ovaire en position distale et un testicule proximal. Par ailleurs, Coe (1949), reprenant les travaux de Dalmon, croit pouvoir affirmer que l'on rencontre chez *Chlamys varia* tous les degrés d'hermaphrodisme mais avec une forte tendance à la protandrie.

Durant la phase de transition du sexe mâle au sexe femelle, les follicules renfermeraient les deux types de gamètes. On ne sait, dit-il, « si ces différences ont une cause génétique ou si elles sont entraînées par les conditions environnantes ».

C. - Hermaphrodisme simultané.

Ces espèces présentent un ovaire en position distale et un testicule proximal. Chez les unes, on peut souvent observer une alternance entre le développement de la zone mâle et celui de la zone femelle. Chez les autres deux glandes peuvent arriver à maturité presque simultanément.

a) ***Pecten circularis - aequisulcatus*** CARPENTER. Le comportement sexuel de cette espèce a été très bien étudié par COE (1949). Cet auteur a mis en évidence les faits suivants :

1° Les individus très jeunes ou âgés ont une forte tendance à la protandrie.

2° Chez les autres animaux, les deux glandes se développent sensiblement en même temps mais le testicule qui est proximal est mûr avant l'ovaire qui est distal. Le cycle sexuel de ces animaux est très largement étalé dans l'année ; on assiste, comme chez *Mytilus*, à plusieurs émissions successives. Après la première éjaculation, le volume occupé par la glande mâle régresse, celui de l'ovaire augmente car les oocytes qui étaient immatures achèvent alors leur développement. Au moment de la ponte, la zone mâle est très réduite mais après l'émission des oocytes, le testicule augmente de volume. Une nouvelle phase mâle est en cours (spermatogenèse) alors que simultanément, l'ovaire diminue d'importance. On observe donc, au cours d'une même année, une alternance entre le développement et la maturité de la zone mâle et femelle, ce qui interdit l'autofécondation.

3° Il arrive qu'indépendamment de ces variations cycliques de volume, on rencontre dans la population un petit nombre d'individus chez lesquels une zone de la gonade est toujours très réduite. Celle-ci comprend alors uniquement quelques follicules. Ces animaux tendent alors vers l'unisexualité.

b) ***Pecten latiauritus - monotimerus*** CONRAD. Les phénomènes décrits chez cette espèce par COE (1949) rappellent de très près le comportement de *P. circularis*. Jeunes et individus âgés possèdent également une forte tendance à la protandrie et l'on peut observer chez les adultes une alternance entre le volume occupé par le testicule ou l'ovaire. Mais contrairement à ce qui vient d'être signalé ci-dessus, on ne rencontre jamais d'individus qui présentent une réduction considérable d'une des zones des gonades. Il n'y a plus chez *P. latiauritus* de tendance à l'unisexualité.

c) ***Pecten maximus*** LINNÉ. Enfin, chez les espèces des mers européennes telles que *P. maximus* L., *P. jacobaeus* L., *P. glaber* L., *Aequipecten* (*Chlamys*) *opercularis* L., les deux parties de la gonade ne subissent que de faibles changements de volume. Il n'y a pas d'alternance entre la maturité de la zone mâle et celle de la zone femelle mais seulement un très léger décalage dans les émissions. Toutefois, les jeunes restent protandriques.

II. - RECHERCHES PERSONNELLES.

Elles ont porté principalement sur le comportement sexuel de *Chlamys varia* L. et accessoirement sur celui de quelques autres espèces : *Aequipecten opercularis* L., *Chlamys* (*Hinnites*) *distorta* DA COSTA et *Pecten maximus* L.

A. - *Chlamys varia* Linné.

L'étude de la sex-ratio de plusieurs populations (Arcachon, La Rochelle) suggère que les animaux pourraient présenter un hermaphrodisme successif. Ces résultats seront exposés puis j'indiquerai les techniques qui ont permis de suivre l'évolution sexuelle des *Chlamys*. Ces données expérimentales ou statistiques seront ensuite discutées.

a) Etude de la sex-ratio.

L'étude de la sex-ratio a été effectuée au moment de la maturité sexuelle (mai-juin). Des populations provenant de La Rochelle et d'Arcachon ont été examinées. L'étude histologique de la gonade révèle l'existence d'un ovaire ou d'un testicule. Les cas d'hermaphrodisme simultané sont certainement très rares dans ces populations. Je n'en ai rencontré qu'un (sur une population totale de près de 4 000 individus) ; DALMON (1939) signale qu'il s'agit de cas exceptionnels. Très récemment, K. REDDIAH [1] a eu l'amabilité de m'informerqu'il a également rencontré des cas de coexistence de testicules et d'ovaires, assez rares, dans une population de *Chlamys varia* (île de Man).

Les animaux sont mesurés (plus grande longueur) et le sexe est déterminé par biopsie après avoir pratiqué l'ouverture artificielle des valves. Les animaux ainsi triés sont reparqués dans des bacs séparés (bac mâle et bac femelle) et serviront de matériel pour les expériences ultérieures. Pour connaître l'évolution de la sex-ratio en fonction de l'âge des individus, il fallait déterminer, pour chaque population, la relation qui lie la taille à l'âge.

1° ***Croissance des populations de la région de la Rochelle-Oléron.*** Je renverrai aux travaux de DALMON (1935) et de LETACONNOUX et AUDOUIN (1956). Ces derniers auteurs montrent que les populations peuvent se diviser en différents groupes d'âges caractérisés par certaines tailles modales. La méthode de PETERSEN leur a permis de suivre, au cours de plusieurs années, l'évolution des différents groupes. Leurs résultats statistiques ont été confirmés par des expériences de marquage suivies de recaptures. Je rappellerai leurs conclusions.

Pendant les mois de maturité sexuelle (avril-juin) on peut mettre en évidence un Groupe I (tailles comprises entre 18 et 22 mm) constitué par des animaux de un an et moins provenant des pontes de l'année précédente, un Groupe II (34 à 36 mm) âgé de deux ans, un Groupe III (40 mm) âgé de trois ans et un Groupe IV (44 mm) âgé de quatre ans. Par ailleurs, la croissance serait peu importante pendant les mois d'hiver, de novembre à mars ainsi que pendant la période du frai.

2° ***Populations du bassin d'Arcachon.*** J'ai effectué des recherches identiques sur les diverses populations du bassin d'Arcachon, pendant les années 1950, 51 et 52. S'il ne semble pas y avoir de différences entre le comportement des individus de ces gisements, on constate, par contre, de légères variations avec les résultats obtenus chez les populations de la région de La Rochelle.

A des dates identiques d'examens (mai-juin), les tailles modales mises en évidence par la méthode de PETERSEN diffèrent des valeurs indiquées par LETACONNOUX et AUDOUIN. La croissance paraît être plus rapide dans la baie d'Arcachon. Par ailleurs le problème est compliqué à cause de la présence fréquente d'une seconde émission, de faible importance, en septembre-octobre.

Le Groupe I est en effet plus dispersé mais les tailles modales se situent entre 25 et 27 mm, suivant les années. Le Groupe II est caractérisé par une taille de 39-40 mm. Le Groupe III par des tailles de 43 à 45 mm. Le Groupe IV par des tailles de 48 à 50 mm.

Des expériences de marquage ont confirmé ces résultats. Des animaux du Groupe I dont la taille se situe aux environs de 25 mm sont marqués, suivant la technique de LETACONNOUX et AUDOUIN et reparqués dans des cages métalliques reposant sur le biotope (ces cages sont lestées et leur emplacement est marqué par un flotteur ; de fréquents nettoyages sont nécessaires pour les débarrasser des débris organiques : Zostères). D'autre part, des individus marqués en 1952 (Groupe I) ont été également rejetés sur leurs biotopes mais ici le taux de recapture a été très faible (8,2 %). Les résultats obtenus ont été du même ordre. Au bout d'un an, de séjour dans les biotopes, les individus des cages ou les « recapturés » présentaient des tailles comprises entre 39 et 41 mm. Certains animaux recapturés au bout de deux ans mesuraient entre 43 et 47 mm. La figure 35 montre l'évolution du stock chez une population du bassin d'Arcachon (chenal du Teychan par le travers de l'Estey de la Hume).

3° ***Résultats apportés par l'étude de la sex-ratio.*** Pour chaque classe millimétrique de la taille, j'ai déterminé le pourcentage des mâles présents dans cette population. La relation entre

(1) Je remercie vivement le Dr K. REDDIAH d'avoir bien voulu me communiquer ces observations.

la taille et l'âge est connue statistiquement (Groupes). Les résultats sont exprimés dans les tableaux XX. Les graphiques de la figure 35 montrent que le pourcentage des mâles, dans toutes les populations et quelle que soit l'année, diminue en fonction de l'âge. Ces données ont été acquises sur une population totale de plus de dix mille individus.

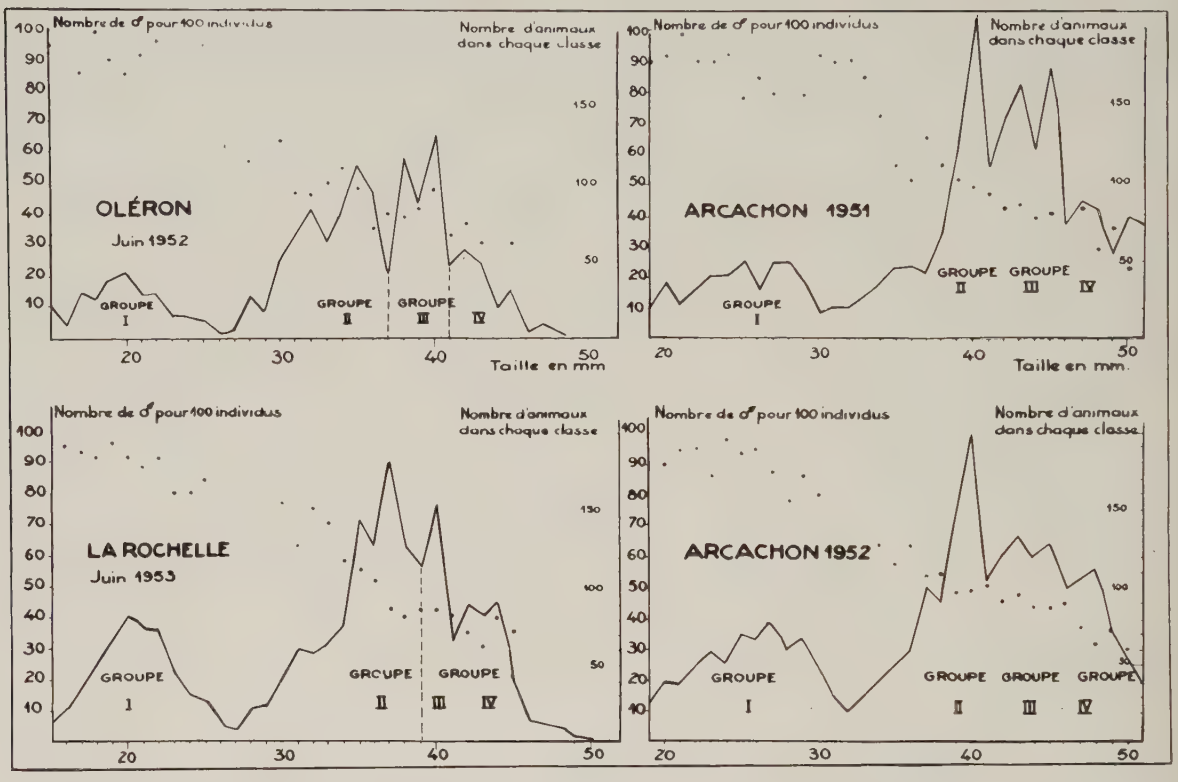


Fig. 35. — *Pourcentage d'individus mâles obtenu pour chaque classe millimétrique (longueurs) chez* Chlamys varia L. *(examens du mois de juin).*

Groupe I. Le pourcentage des mâles est compris, en gros, entre 80 et 100. Il est plus grand chez les individus les plus jeunes (pontes tardives de la fin de l'été ou du début de l'automne) que chez les plus âgés, c'est-à-dire ceux qui proviennent des émissions les plus précoces.

Groupe II. Le nombre de mâles diminue toujours en fonction de la taille. L'égalité numérique des sexes est atteinte soit pour les tailles 34 à 36 mm (La Rochelle-Oléron), soit pour les tailles 38 à 40 mm à Arcachon. Un certain nombre d'animaux a donc changé de sexe puisque la proportion des femelles augmente. Comme je n'ai rencontré qu'un seul animal intersexué (Dalmon présente ces animaux comme des raretés), il faut donc en déduire hypothétiquement que le changement de sexe pourrait s'effectuer entre le premier et le second cycle sexuel.

Groupe III. Le nombre de mâles diminue également mais cette diminution est moins importante que celle qui vient d'être constatée. Il en est de même pour le Groupe IV, mais le faible nombre d'individus constituant ce groupe ne permet pas de considérer ces résultats comme définitifs.

Comme rien n'autorise à incriminer une disparition particulièrement précoce des mâles, ces résultats permettent de penser qu'il existe un hermaphrodisme protandrique successif (ou consécutif) chez *Chlamys varia* sans toutefois qu'il soit encore possible de savoir si le même individu présente une ou plusieurs inversions sexuelles au cours de sa vie.

b) Résultats des élevages et des expériences de marquage.

Il était alors théoriquement possible de songer à élever pendant plusieurs années des individus dont le sexe avait été préalablement déterminé.

1° ***Techniques.*** Les techniques diffèrent très peu de celles qui ont été décrites pour les moules. Toutefois, la densité de la population doit rester très faible si l'on veut que le cycle sexuel des *Chlamys varia* ne soit pas perturbé par la sous-alimentation. Elle ne doit pas dépasser une vingtaine d'animaux par mètre cube (avec une alimentation de un litre à la minute). L'addition de plancton et de Chrysophycées de culture est particulièrement recommandée. Par ailleurs les *Chlamys* supportent très difficilement le transport surtout pendant les mois de printemps. Il faut donc élever du matériel en provenance d'Arcachon.

La faible quantité d'animaux pouvant être ainsi suivis (d'autant qu'une mortalité assez grande intervient dans ces élevages en été, après le frai) ne permet pas d'avoir des résultats suffisamment nombreux. J'ai donc reparqué des mâles et des femelles marqués dans des cages métalliques reposant sur le biotope (une centaine de chaque sexe). Enfin, en même temps (mai 1952) un millier de mâles et environ la même quantité de femelles marqués ont été replacés sur les gisements naturels, le taux de recapture a été insignifiant et de l'ordre de 8 %.

2° ***Résultats.*** Le nombre d'animaux vivants au bout d'un an (avril-mai 1953), soit au laboratoire, soit dans les cages ou recapturés n'a pas été suffisant pour fournir des indications précises sur les modalités des changements de sexe. Les résultats obtenus sont consignés dans les tableaux XXI et XXII. Néanmoins, nous voyons apparaître les faits nouveaux suivants :

Comportement des mâles reparqués en 1952.

Groupe I. Un certain nombre de mâles du Groupe I reparqués en 1952 (20 et 25 mm) avaient changé de sexe en 1953. Le pourcentage d'inversions sexuelles enregistré dans cette population est compris entre 29.5 % et 38 %.

Les femelles apparues en 1953 ne sont pas intersexuées. Il n'y a plus trace de gonade mâle ; le changement de sexe est donc total.

Groupe II. Les mâles du Groupe II reparqués en 1952 présentent en 1953 quelques cas d'inversions sexuelles totales. Le pourcentage des femelles apparues est compris entre 10 et 18 % de la population totale (animaux vivants en 1953).

Comportement des femelles reparquées en 1952.

Le comportement des femelles reparquées, quel que soit le groupe auquel elles appartiennent, a été identique. Il n'y a jamais eu d'inversion sexuelle chez ces animaux et de changement de sexe dans le sens mâle. Toutefois, K. Reddiah a récemment bien voulu m'indiquer qu'il avait pu observer chez deux individus le changement du sexe femelle en sexe mâle. Ce type d'inversion sexuelle est donc possible, mais il est peut-être plus rare que le précédent ou fonction de certaines conditions écologiques.

Les taux d'inversions sexuelles obtenus chez les mâles confirment les données des résultats statistiques. En effet nous avons vu que le pourcentage des femelles du Groupe I était compris entre 10 et 20 % de la population ; or les expériences exposées ci-dessus montrent que parmi les mâles du Groupe I reparqués en 1952 il apparaissait environ 34 % de femelles en 1953. Si l'on admet que le taux d'inversion sexuelle a été très faible chez les femelles du Groupe I on voit alors qu'au bout d un an, il apparaît en plus 34 % de femelles, ce qui donne une proportion moyenne de 45 % de femelles pour le Groupe II. Or l'étude statistique effectuée sur de grandes populations montre que l'égalité numérique des sexes est atteinte chez le Groupe II.

Les différents faits acquis permettent donc de formuler les hypothèses suivantes :

1° La plupart des individus effectuent un premier cycle sexuel mâle (Groupe I). Ces individus pourraient se transformer en femelles soit au second cycle sexuel, soit à un cycle ultérieur.

2° L'inversion sexuelle paraît être possible chez les femelles bien que sans doute moins fréquente que chez les mâles. On ne sait encore si plusieurs inversions sexuelles successives peuvent se produire chez un même individu.

3° Il peut exister dans la population quelques types, très rares d'hermaphrodites simultanés.

4° Il n'est pas exclu que certains individus ne présentent pas d'inversion sexuelle au cours de leur existence. On aurait alors affaire à de « vrais mâles ou femelles ».

c) Essais d'analyse expérimentale du déterminisme des changements de sexe.

Le problème du déterminisme des changements de sexe chez les bivalves a été souvent discuté sans pour autant que l'on soit arrivé à des conclusions définitives. Est-ce un déterminisme d'origine externe provoqué par l'action des facteurs biotiques ou est-ce un déterminisme d'origine interne sous la dépendance de facteurs génétiques ?

Certaines observations plaideraient en faveur de la première hypothèse. Weisensee (1916) a montré que les Anodontes des eaux stagnantes étaient le plus souvent des hermaphrodites simultanés alors que les animaux vivant dans les eaux courantes étaient gonochoriques. Spärck (1924) accorde une influence déterminante aux incidences externes pour la différenciation du sexe chez *Ostrea edulis*. Il a pu montrer, en effet, que les fortes températures hâtaient la gamétogenèse et la transformation des mâles en femelles. Lorsque la température des eaux est de 20 à 22° C la transformation des jeunes mâles en femelles se fait au bout d'un an alors qu'il faut attendre trois à quatre ans lorsque les températures sont comprises entre 14 et 16° C. Il en conclut que le sexe n'est pas déterminé à l'avance et que sa différenciation ou son inversion seraient sous la dépendance des facteurs environnants. Orton (1927), étudiant également l'hermaphrodisme alternatif d'*Ostrea edulis* a pu mettre en évidence un rythme dans l'accumulation de certains produits du métabolisme. Lorsque les gonades se différencient dans le sens mâle, l'anabolisme glucidique serait dominant (synthèse importante de glycogène). Dans le cas contraire, l'anabolisme protidique l'emporterait et serait accompagné par le développement des oocytes. Orton formule alors l'hypothèse que ces changements rythmiques seraient une propriété spécifique et que le déterminisme du sexe serait sous la dépendance de facteurs métaboliques.

Les recherches de Coe (1943[a]) effectuées chez *Gryphæa virginica,* semblent apporter des faits presque identiques aux observations de Sparck (1924). L'étude de nombreuses stations de la côte est des U.S.A., soumises à des conditions thermiques très différentes, montre également que le déterminisme du sexe semble lié aux facteurs externes conditionnant la croissance des individus. En effet, la taille moyenne des mâles du Groupe I (premier cycle sexuel) est plus petite que celle des femelles. Lorsque la croissance est lente (eaux froides), le taux des femelles est plus petit. Il est au contraire très important lorsque la croissance est rapide (eaux chaudes).

Toutes les observations exposées ci-dessus sembleraient donc apporter des arguments en faveur d'une intervention des facteurs internes dans la détermination du sexe des bivalves. Néanmoins, une étude très récente de Wilczynsky (1955) apporte d'intéressantes précisions sur le déterminisme des changements de sexe observés chez le gastéropode *Crepidula fornicata*. Cet auteur a le mérite de reprendre le problème sur des bases expérimentales nouvelles. Il semble avoir démontré que les inversions sexuelles sont sous la dépendance de facteurs internes, certains facteurs externes comme la température ne paraissant avoir aucun rôle déterminant.

Recherches personnelles. J'ai essayé de réaliser un certain nombre d'expériences permettant d'étudier l'action de quelques facteurs externes sur le taux d'inversions sexuelles. Malheureusement, le taux important de mortalité rend très difficile la réalisation de telles expériences et aléatoires les résultats obtenus. Trois catégories d'incidences ont été étudiées : 1° l'action d'une élévation de température, 2° l'action d'une nourriture abondante ou déficiente, 3° l'intervention problématique d'interréactions entre individus de sexe opposé.

1° *Action de la température.*

Des lots d'animaux, de sexe connu, furent soumis depuis le mois de novembre 1952 jusqu'au mois d'avril 1953 à des températures plus élevées que celles de leurs biotopes d'origine (grâce à un

dispositif de chauffage, les températures étaient supérieures de 5 à 7° à la température normale des eaux). Les élevages témoins entrepris simultanément étaient destinés à mettre en évidence la réalité des changements de sexe. Les résultats en ont été donnés ci-dessus. Dans les deux cas, un complément alimentaire fut introduit.

Les sexes des animaux témoins et « chauffés » furent repérés au mois d'avril 1953. Le nombre des animaux traités par la chaleur était au départ de 50. Tous étaient des mâles du Groupe I. Au mois d'avril de l'année suivante, cinq animaux étaient morts et j'ai pu compter parmi les survivants 27 mâles et 14 femelles. L'accroissement du nombre des femelles était donc de 34,1 %. Chez les témoins le taux d'inversions sexuelles était de 29,5 %, chez les individus reparqués dans les cages de 30,5 % (Groupe I) et chez les recapturés de 38 %. Ce résultat expérimental est donc encadré par les résultats mis en évidence chez les témoins.

2° *Action de la nutrition.*

Des individus élevés depuis le mois de novembre 1954 (50 mâles du Groupe I) jusqu'au mois d'avril 1955 furent soumis à une suralimentation (apport massif quotidien de plancton, de Chrysophycées de culture, introduction de « lait Guigoz »). Des élevages identiques comprenant 100 mâles du Groupe I furent sous-alimentés (pas d'additions et faible courant d'eau). Un élevage témoin comprenant également 50 mâles du Groupe I fut entrepris simultanément.

Les résultats ont été les suivants :

1. Le taux d'inversion sexuelle constaté dans le bac témoin, en avril 1955 a été de 34,1 %.

2. L'accroissement du nombre des femelles chez les animaux suralimentés a été de 37,2 % (7 morts, 27 mâles et 16 femelles).

3. La plupart des animaux sous-alimentés ne présentent pas de trace de phénomènes sexuels (31 morts, 57 « neutres », 10 mâles et une femelle).

Le seul résultat positif de cette expérience est de mettre en évidence une croissance plus forte chez les animaux suralimentés (les tailles étaient comprises entre 42 et 44 mm contre 36 à 40 pour les animaux témoins. D'autre part, ces animaux possédaient une évolution sexuelle plus avancée que les témoins (oocytes plus grands).

3° *Interréactions entre les individus.*

Des expériences furent entreprises afin de voir s'il existait des interréactions entre les individus de sexe opposé (on pouvait supposer que les femelles pouvaient avoir une influence féminisante sur les mâles), 50 mâles du Groupe I furent élevés avec 50 femelles des Groupes III et IV. Un élevage témoin fut entrepris simultanément (50 mâles seuls du Groupe I). L'expérience fut mise en route en novembre 1952, le sexe de ces animaux examiné en avril 1953. Les résultats donnèrent les chiffres suivants :

Bac témoin : 29,5 % d'inversions sexuelles totales.

Bac « mixte » : chez les mâles du Groupe I, 27,9 % d'inversions sexuelles (7 morts, 31 mâles, 12 femelles) ; chez les femelles des Groupes III et IV, pas de changement de sexe (36 femelles et 14 morts).

d) Discussion des résultats et conclusions.

Les difficultés d'élevage et le taux important de mortalité ont restreint considérablement les possibilités expérimentales. Les nombres à partir desquels les taux d'inversions sexuelles ont été calculés sont trop faibles pour pouvoir en tirer des conclusions définitives. Les résultats suivants ont été obtenus.

1° Quelles que soient les conditions expérimentales (élévation de température, addition d'aliments, élevages séparés ou mixtes), le taux d'inversion sexuelle entre les Groupes I et II reste compris entre 27,9 et 37,2 %. Les taux correspondants mis en évidence chez les témoins étant com-

pris entre 29,5 et 38 %, les limites de ces variations restent donc en gros les mêmes. Il ne semble pas que l'augmentation de la température ou de la quantité d'aliments produise dans ces expériences un accroissement du taux d'inversion sexuelle, c'est-à-dire de la féminisation des mâles du Groupe I. On peut en effet se demander si la nourriture introduite en excès est réellement capturée par les animaux et si l'augmentation de la température des eaux n'aurait pas une influence nocive sur le phytoplancton hivernal.

2° Ces dernières critiques semblent être peu fondées car les animaux qui ont subi l'élévation de température et ceux qui ont été suralimentés présentent une croissance plus rapide que les témoins. Par ailleurs, dans les deux cas, la maturité des gonades est atteinte à la fin du mois d'avril alors qu'elle est décalée d'un mois chez les témoins (fin mai). On peut donc mettre ici en évidence une action des facteurs externes sur la croissance et sur la vitesse de la gamétogenèse. Ces faits rappellent les observations effectuées chez les moules soumises à une élévation de température (accélération des stades II et III C).

3° Il ne semble pas que les femelles émettent des substances induisant ou accélérant les changements de sexe chez les mâles du Groupe I.

On ne peut donc tirer de ces résultats de renseignements sûrs concernant l'action des facteurs externes étudiés. On peut en effet objecter que l'inversion sexuelle a pu avoir lieu avant le mois de novembre. Néanmoins, les résultats se rapprocheraient plutôt des constatations de Wilczynski (1955). Les belles expériences de cet auteur ont en effet montré que chez *Crepidula fornicata* le taux d'inversion sexuelle était le même dans les conditions naturelles (communautés d'animaux) que dans les élevages expérimentaux (isolement des mâles, traitement des mâles par des extraits de femelles ou élevage des mâles à différentes températures). Ces résultats lui permettent d'affirmer : "The constant ratio in the natural as well in experimentally induced conditions, as well as the orderly arrangement of the growing size in the chain formation suggest that the sex-determination in *Crepidula fornicata* is to be considered as genotypically controlled, representing the gradually increase of female factors which might reduced to some exponential formula."

Les expériences exposées ci-dessus permettraient de se demander si le comportement sexuel de *Chlamys varia* n'est pas plus proche de celui de *Crepidula* que de celui des huîtres.

B. - *Autres Pectinidés.*

a) *Chlamys distorta* Da Costa.

Coe (1946) indique que cette espèce présente un hermaphrodisme simultané, comme *Aequipecten opercularis* Linné. J'ai eu, en 1953, l'occasion d'étudier à la Station biologique de Roscoff environ 250 individus dragués dans les fonds à « maërl ». Ces individus étaient, au mois de juillet, en pleine maturité sexuelle et j'ai pu observer des pontes et des éjaculations. Il est ici assez facile de distinguer les sexes. Les mâles possèdent des gonades couleur crème, les femelles d'une très belle teinte orangé-rougeâtre.

Le nombre d'animaux était insuffisant pour pouvoir effectuer une étude complète. Toutefois, j'ai pu mettre en évidence les faits suivants :

1° Il existe au mois de juillet des animaux dont la gonade est unisexuée. Cette catégorie paraît être la plus nombreuse. Le nombre de mâles est beaucoup plus important chez les jeunes individus que chez les animaux âgés.

2° J'ai pu également observer quelques cas d'hermaphrodisme simultané. Chez certains animaux, il peut coexister, dans les mêmes follicules des gonades, les deux lignées germinales. Chez d'autres *Chlamys distorta*, l'examen macroscopique révèle la présence d'une gonade femelle, plus ou moins développée et située en position distale et d'une gonade mâle proximale.

On peut émettre l'hypothèse qu'il pourrait exister chez cette espèce, comme chez *Chlamys varia*, un hermaphrodisme protandrique suivi d'une ou plusieurs inversions sexuelles. Celles-ci pourraient

être complètes ou partielles (présence d'animaux intersexués ou d'hermaphrodisme simultané). Ce type de comportement sexuel se rapprocherait d'ailleurs beaucop plus de celui de *Lima* (*Radula*) *hians* GMELIN (LUBET, 1953) que de celui de *Chlamys varia* LINNÉ.

b) *Aequipecten opercularis* LINNÉ et *Pecten maximus* LINNÉ.

Les observations effectuées sur ces deux espèces ne font que confirmer celles des différents auteurs. Il s'agit donc ici de cas typiques d'hermaphrodisme simultané avec toutefois la possibilité d'hermaphrodisme protandrique chez les jeunes *Aequipecten opercularis*. Enfin, chez les individus adultes de ces deux espèces, je n'ai jamais observé d'alternance entre les volumes respectifs occupés par la gonade mâle et femelle.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE I.

L'étude du comportement sexuel de *Chlamys varia* LINNÉ a mis en évidence les faits nouveaux suivants.

1° L'étude de la sex-ratio montre que le nombre de mâles diminue en fonction de l'âge des individus. La proportion des mâles présents dans le Groupe I est comprise entre 80 et 95 %, l'égalité numérique des sexes est atteinte pour la population du Groupe II. Le nombre des femelles augmente faiblement dans les Groupes III et IV.

2° Des élevages ont permis de vérifier qu'un certain nombre de mâles des Groupes I et II subissaient effectivement une inversion sexuelle totale (femelles fonctionnelles lors du cycle sexuel suivant). La transformation des femelles en mâles paraît être possible. Je n'ai pu l'observer, mais K. REDDIAH a pu la mettre en évidence.

3° L'inversion sexuelle paraît être totale dans le plus grand nombre de cas. Néanmoins, nous verrons au chapitre suivant qu'il existe parfois, chez certains animaux très rares, coexistence des deux lignées germinales dans les mêmes follicules de la gonade. On serait alors en présence de *Chlamys* intersexués.

4° DALMON (1939) a également décrit quelques cas d'hermaphrodisme simultané. J'ai rencontré un individu présentant une gonade femelle réduite en position distale et une gonade mâle proximale. K. REDDIAH a bien voulu me confirmer l'existence de tels individus.

5° Les expériences qui ont mis en jeu l'action de facteurs externes (élévation de température, suralimentation) semblent suggérer que le contrôle et la différenciation du sexe seraient sous l'influence de facteurs internes (dominance progressive de facteurs génétiques féminisants).

Le comportement sexuel de *Chlamys varia* LINNÉ s'apparenterait donc à celui de *Crassostrea virginica*. En effet, on assiste, dans les deux cas, à des alternances entre des phases mâles et femelles et l'on rencontre des individus intersexués.

L'hypothèse provisoire suivante, fondée sur les résultats exposés ci-dessus, pourrait rendre compte des différentes modalités du comportement sexuel de *Chlamys varia* LINNÉ.

a) Parmi les individus mâles du Groupe I, il existerait de nombreux individus pouvant se transformer ultérieurement en femelles. Il apparaîtrait donc, à chaque nouveau cycle sexuel, un nombre de plus en plus important de femelles. Il n'est pas exclu que des animaux puissent subir à nouveau une inversion sexuelle qui les transforme en mâles.

Les gonies de ces individus seraient donc susceptibles d'évoluer dans les deux sens. Les inversions sexuelles sont le plus souvent totales mais il existe un petit nombre d'intersexués. Ces changements de sexe pourraient se produire sous l'influence de facteurs génétiques féminisants. Selon LETACONNOUX et AUDOUIN (1956, p. 153), ce virage sexuel se traduirait par une augmentation proportionnellement plus importante du poids de chair (population du Groupe II), ce qui impliquerait une augmentation de certains processus métaboliques. Certains facteurs externes pourraient également intervenir indirectement dans ces modifications en favorisant ou inhibant l'action des gènes.

Enfin l'augmentation progressive du nombre des femelles à chaque cycle sexuel successif suggère l'existence de facteurs féminisants, dominés ou masqués chez les mâles et qui provoqueraient la différenciation des gonies ou oogonies.

b) L'existence d'une faible proportion (15 % en moyenne) de femelles dès le Groupe I permettrait également de supposer qu'il existe de « vraies femelles » puisque l'inversion dans le sens mâle semble être exceptionnelle. On pourrait alors également rencontrer de « vrais mâles ». Ce comportement paraît exister chez d'autres espèces de bivalves, normalement hermaphrodites. Coe (1942) signale chez *Crassostrea virginica* l'existence de « vraies femelles » et suggère hypothétiquement celle des « vrais mâles ».

c) L'apparition massive des mâles lors du premier cycle sexuel est très difficile à expliquer et on doit faire appel à une hypothèse d'ordre génétique. L'inversion sexuelle transforme, dans une population donnée un grand nombre de mâles en femelles. Si l'on admet que la plupart des femelles du Groupe I ne change pas de sexe, la plus grande partie des femelles d'une population serait alors des « mâles féminisés ». L'inversion sexuelle, chez ces derniers, ne modifie pas le génotype. La fécondation des oocytes de ces animaux provoquerait donc une perturbation de la sex-ratio en accroissant le nombre des mâles. Dans le cas où le sexe mâle serait hétérozygote, la proportion serait de trois mâles pour une femelle, dans le cas où il serait homozygote ces unions donneraient 100 % de mâles. Par contre, la fécondation des oocytes des « femelles vraies » donnerait 50 % des deux sexes. Comme la première catégorie (femelles provenant d'inversion) est plus importante que la seconde (femelles vraies) on comprendrait pourquoi la proportion des mâles est si élevée dans le Groupe I. Cette hypothèse rendrait également compte de l'existence d'individus ne subissant pas d'inversions sexuelles (vraies femelles et vrais mâles).

CHAPITRE II

LES GONADES ET LA GAMÉTOGENÈSE

SÉQUENCES ET MODALITÉS DU CYCLE SEXUEL CHEZ

CHLAMYS VARIA L. et *PECTEN MAXIMUS* L.

Les différents travaux (Dalmon, Coe) qui traitent du comportement sexuel de *Chlamys varia* L. ne donnent aucune indication histologique sur les modalités de la gamétogenèse. Pour combler cette lacune, j'ai entrepris l'étude cytologique des différentes étapes du cycle sexuel. Les recherches exposées jusqu'ici impliquaient la connaissance précise de l'état des gonades au moment de la maturité sexuelle. Il était également intéressant de suivre les différentes étapes de la gamétogenèse chez le plus grand nombre possible d'individus.

Ces investigations cytologiques permettaient en effet de vérifier si, comme le prétendait Coe (1949), il existait, pendant la phase de transition, des follicules renfermant les deux types de gamètes. Par ailleurs, l'étude du premier cycle sexuel était très importante. On sait en effet que chez certains bivalves hermaphrodites successifs (huîtres), la gonade primaire est le plus souvent bisexuée, les spermatozoïdes arrivant à maturité avant les oocytes.

I. - MORPHOLOGIE DU TRACTUS GENITAL. HISTOGENESE DES GONADES.

A. - Morphologie du tractus génital.

Pour tout ce qui concerne la morphologie du tractus génital et des gonades chez *Aequipecten opercularis* L. et *Pecten maximus* L., je renverrai à la monographie classique de Dakin (1909). L'anatomie des voies génitales, chez *Chlamys varia* L. est très proche de celle qui a été décrite chez les deux espèces. Contrairement à ce que l'on observe chez les Mytilidés, il n'y a pas de processus rénital distinct. Les gonoductes terminaux se jettent dans la partie supérieure du sac rénal. Les produits génitaux sont donc évacués par le rein et passent dans la cavité palléale par l'orifice urinaire. Les oocytes ne paraissent pas séjourner dans la cavité palléale, l'observation de la ponte montrant que les gamètes femelles sont projetés dans le milieu ambiant grâce à de violentes contractions du muscle adducteur. Le gonoducte qui aboutit dans le rein se divise en de nombreuses branches qui drainent les différentes régions de la gonade. Leur structure histologique rappelle celle qui a été décrite chez les moules. Ces canaux sont constitués par un épithélium cilié, ils sont dépourvus de muscles propres. Par contre, on peut mettre en évidence, dans la masse viscérale, de nombreux muscles longitudinaux et transversaux, internes ou superficiels. Il est vraisemblable que ces muscles ont un rôle actif dans l'émission des gamètes en réduisant le volume de la masse viscérale. En effet, au moment de la maturité sexuelle, toute la masse viscérale est envahie par les follicules gonadiques. On rencontre des acini entre les anses intestinales ; ils constituent également un tissu qui entoure la glande digestive. Il n'y a jamais de follicules dans le manteau.

La morphologie externe de la gonade de *Chlamys varia* L. est très différente de celle de *Pecten maximus* ou de *Aequipecten opercularis*. Au moment de la maturité sexuelle, la gonade présente un aspect homogène chez la plupart des individus. L'examen histologique montre alors que l'on est en présence, soit d'un ovaire, soit d'un testicule. La couleur de la gonade (examen macroscopique) n'est pas suffisante pour pouvoir discerner avec certitude, les sexes. Lorsque la couleur de la masse viscérale est d'un beau jaune-orangé, la gonade est sans hésitations possible femelle. Mais on rencontre souvent des individus présentant une masse viscérale blanchâtre qui sont aussi femelles. Les mâles possèdent également, au moment de la maturité sexuelle, une masse viscérale blanchâtre. Une biopsie de la gonade est donc indispensable pour déterminer le sexe avec certitude. Si les individus sont presque tous apparemment unisexués, il existe néanmoins un petit nombre d'hermaphrodites simultanés. Dalmon (1939) signale des cas, très rares, de coexistence de gonade mâle et femelle, celle-ci étant située en position distale. K. Reddiah a eu l'amabilité de bien vouloir me confirmer l'existence de tels individus (population de l'île de Man). Dans le bassin d'Arcachon, ces individus paraissent exceptionnels. J'ai toutefois découvert, en octobre 1958, un *Chlamys varia* du Groupe II (41 mm), provenant de la station de la Vigne et présentant, à l'extrémité de la masse viscérale, une gonade femelle très réduite par rapport à la gonade mâle.

B. - Histogenèse des gonades.

Coe (1949) a étudié l'histogenèse des gonades chez plusieurs espèces de Pectinidés des côtes de l'Amérique du nord (*P. circularis, P. irridians, P. latiauritus*). Il a pu mettre en évidence, chez les très jeunes individus, deux groupes de cellules symétriques et situées dans la région réno-péricardique. La prolifération de ces éléments donne des gonies indifférenciées situées sur les parois des follicules. Ces follicules envahissent la masse viscérale. La différenciation des gonies s'effectuerait dans la région proximale des follicules.

Les modalités de ces phénomènes semblent très proches, chez *Chlamys varia* L., de ceux que j'ai décrits à propos de *Mytilus edulis* L. On retrouve dans les follicules de la gonade primaire, une zone terminale comportant de nombreuses gonies en mitose (zone d'accroissement). A partir de ces éléments et en s'éloignant de l'extrémité des acini, on retrouve des « cellules-mères » des spermatogonies ou oogonies. La morphologie de ces éléments est très proche de celle des cellules identiques de la gonade primaire de *Mytilus* (taille assez importante, noyau très clair en coupe avec un ou deux nucléoles de faible taille).

Les processus cytologiques qui conduisent à la formation des spermatogonies ou oogonies sont également très voisins de ceux que nous avons observés chez les moules. Toutefois, il arrive souvent que la gonade primaire de *Chlamys varia* soit bisexuée. Les émissions les plus importantes ont lieu en mai, dans le bassin d'Arcachon. Les animaux nés fin avril, début mai présentent au mois de septembre une gonade primaire dans laquelle on rencontre parfois des spermatozoïdes mûrs et quelques rares oocytes en cours de développement.

II. - SEQUENCES ET MODALITES DU CYCLE SEXUEL CHEZ *C. VARIA* L.

Je décrirai en premier lieu les modalités des phénomènes de gamétogenèse puis j'indiquerai la séquence de ces phénomènes sexuels et la date des émissions pour différentes populations (Arcachon, La Rochelle).

A. - Modalités des phénomènes de gamétogenèse.

Comme je viens de l'indiquer ci-dessus (histogenèse des gonades), les différents processus cytologiques observés chez *Chlamys varia* sont très voisins de ce que j'ai décrit précédemment chez *Mytilus edulis*. Afin d'éviter les redites, je me contenterai seulement de signaler les différences.

Comme chez *Mytilus edulis*, l'ensemble des phénomènes sexuels peut être fragmenté en plusieurs étapes qui présentent des caractères histologiques et éventuellement macroscopiques bien définis.

J'utiliserai à nouveau l'échelle de stades proposée par CHIPPERFIELD.

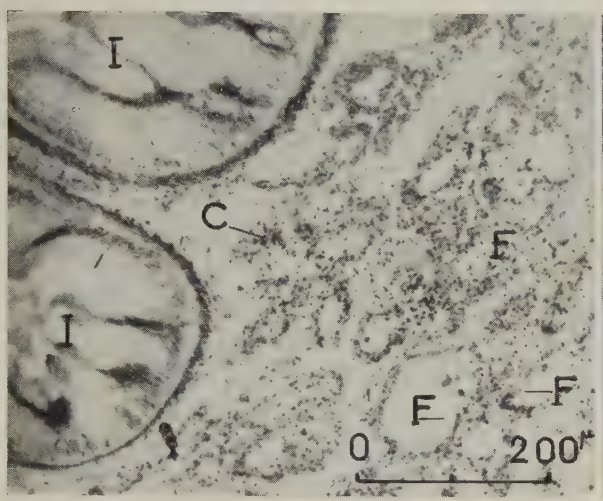


FIG. 36. — *Microphotographie d'une coupe de la masse viscérale* de Chlamys varia L. *pendant le stade de repos sexuel* (Bouin, hématoxyline). C : cellules conjonctives. F : follicules. I : intestin.

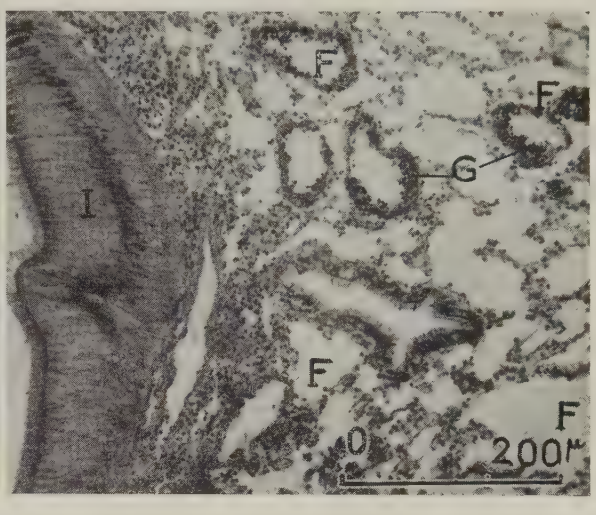


FIG. 37. — *Microphotographie d'une coupe de la masse viscérale de* Chlamys varia L. *pendant la phase de multiplication des gonies* (Bouin, hématoxyline). C : cellules conjonctives. F : follicules. G : gonies. I : intestin.

a) Stade 0 : stade de repos sexuel (fig. 36).

Le stade de repos sexuel est caractérisé, chez tous les Pectinidés, par le développement du tissu conjonctif interfolliculaire. Celui-ci a une allure bien caractéristique et l'on ne rencontre jamais de cellules adipo-granuleuses, à réserves lipidiques comme chez les Mytilidés. Chez *Chlamys varia*, la masse viscérale devient, à l'examen macroscopique, presque transparente et de couleur jaunâtre (on peut apercevoir l'anse intestinale). Les sections montrent que les follicules sont encore présents mais leur diamètre a diminué. Leurs parois sont tapissées de gonies (« cellules-mères » des gonies, spermatogonies ou oogonies : fig. 36). Par ailleurs, la gonade ne subit pas le tassement que j'ai signalé chez *Mytilus edulis*. Le tissu conjonctif comprend de petites cellules de forme irrégulière qui forment des amas allongés. Des vésicules de Langer se rencontrent fréquemment entre ces éléments. Pendant la phase de repos sexuel, ces vésicules sont très nombreuses et renferment du glycogène décelable histochimiquement.

Après les dernières émissions de la fin septembre-début octobre le tissu conjonctif commence à se développer. On constate alors un afflux d'amœbocytes entre les follicules mais aussi dans la lumière des follicules. Ces cellules paraissent également pouvoir phagocyter les gamètes résiduels. Par ailleurs, je n'ai pu mettre en évidence, comme chez les moules, de remaniements des gonades (formation de gonies « de réserve »).

La durée du stade de repos sexuel est variable suivant les stations. Dans le bassin d'Arcachon, le stade 0 commence fin septembre-début octobre pour se terminer à la fin du mois de décembre. Dans la région de La Rochelle-Oléron, elle semblerait être un peu plus longue car il arrive souvent que la ponte d'automne n'ait pas lieu. Le stade de repos sexuel peut donc commencer dès la fin du mois d'août pour s'arrêter au début du mois de janvier.

b) Stade I : organisation des follicules, multiplication des gonies (fig. 37).

Dès la fin décembre ou le début de janvier, on rencontre dans les acini de la gonade de nombreuses cellules en mitose. Les processus de formation des spermatogonies ou des oogonies à partir des « cellules-mères » ressemblent à ceux qui ont été décrits chez *M. edulis*. Les spermatogonies définitives possèdent deux nucléoles bien distincts, la chromatine du noyau est également très dense. Les oogonies ont des noyaux aux sections plus claires pourvus en général d'un seul nucléole. La coexistence d'oogonies et de spermatogonies paraît être, pour les individus des stations étudiées, un phénomène exceptionnel bien qu'il soit très difficile, à un stade si peu avancé, de différencier avec certitude les oogonies des spermatogonies. Nous verrons également que la coexistence de gamètes mâles et femelles est également très rare, les gonades ayant le plus souvent une structure homogène d'ovaire ou de testicule.

On peut donc émettre l'hypothèse que les facteurs internes responsables de l'inversion sexuelle agiraient sur les « cellules-mères » indifférenciées avant le stade I, peut-être pendant la période de repos sexuel. Macroscopiquement, le stade I est caractérisé par une masse viscérale encore transparente, mais le dessin des follicules forme un léger réseau blanchâtre. La durée de cette étape paraît être très brève et on peut difficilement dissocier histologiquement cette phase des premières étapes de l'oogenèse ou de la spermatogenèse. Les populations du bassin d'Arcachon présentent ce stade I fin décembre-début janvier, celles de la région de La Rochelle vers la fin du mois de janvier.

c) Stade II : phénomènes de gamétogenèse.

Pendant les différentes étapes de la gamétogenèse, le diamètre des follicules s'accroît et le tissu conjonctif se réduit proportionnellement. Le glycogène des vésicules de Langer disparaît au fur et à mesure que les phénomènes sont plus avancés.

Les modalités de l'oogenèse sont très proches de celles qui ont été décrites chez *Mytilus edulis*. On retrouve une phase de prévitellogenèse caractérisée par un nucléole et un cytoplasme riches en ribo-nucléoprotides. Au cours de la vitellogenèse, la quantité de R.N.P. cytoplasmique se réduit considérablement alors que s'accumulent dans le cytoplasme des protides, des graisses et des polysaccharides (granules α de Dalcq). Par contre, le cycle nucléolaire semble être légèrement différent. Il est rare que le nucléole se divise en deux pendant la période de prévitellogenèse. Pendant la vitellogenèse, le nucléole paraît émettre des nucléoles accessoires qui disparaissent contre la membrane nucléaire.

Les spermatozoïdes de *Chlamys varia* ont une morphologie caractéristique. L'acrosome est moins long que chez *Mytilus edulis* et forme une petite calotte au pôle antérieur.

Ce stade se reconnaît morphologiquement aux dessins superficiels hexagonaux formés par les follicules. La masse viscérale est devenue opaque et blanchâtre. Un pigment brun se développe souvent dans les cellules tégumentaires de la partie distale de la masse viscérale.

Les phénomènes de gamétogenèse se poursuivent jusque vers la fin du mois de mai à Arcachon ou du mois de juin (station de La Rochelle).

Enfin, des séries de coupes effectuées sur de nombreux animaux ont montré que les follicules ne renfermaient, sauf cas exceptionnels très rares, qu'une seule catégorie de gamètes. Les animaux sont donc apparemment gonochoriques. Dans le cas où les deux lignées coexistent, les processus de spermatogenèse étaient toujours plus avancés que ceux d'oogenèse, le nombre d'oocytes étant réduit.

d) Stade III : période de reproduction.

La distinction des différentes étapes de ce stade est ici rendue difficile. La masse viscérale de *Chlamys varia* se prête moins facilement aux observations macroscopiques que le manteau de *Mytilus*. Par ailleurs, les sexes ne peuvent être reconnus par la couleur de la masse viscérale, une biopsie est donc indispensable.

Stade III A. Nous verrons plus loin que l'application de stimuli permet également de distinguer, comme chez *Mytilus edulis*, des animaux ayant terminé leur gamétogenèse et inexcitables (stade III A1) et des animaux mûrs réagissant par une ponte ou une éjaculation (stade III A2).

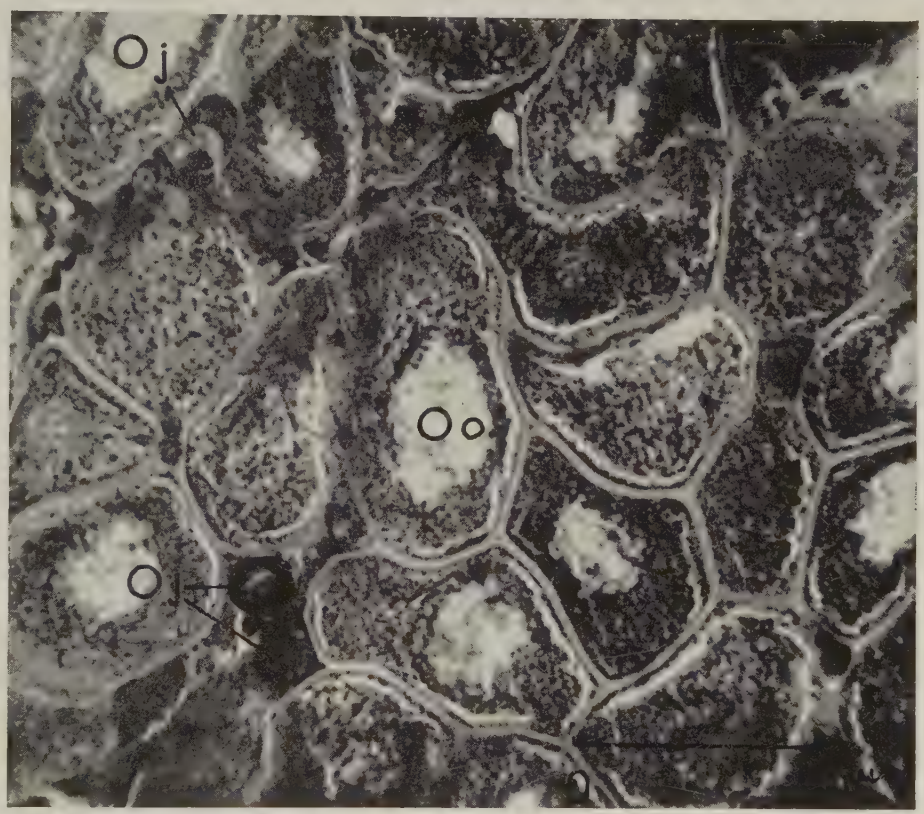


FIG. 38. — *Coupe dans la gonade de* Chlamys varia L. *femelle : stade III A1 ; animaux réfractaires aux stimuli* (Regaud, fuschine d'Altmann). Oj : oocytes en cours de vitellogenèse. Oo : oocytes ayant terminé leur accroissement.

Dans le premier cas, l'étude histologique des animaux révèle une architecture caractéristique. Chez les femelles, les oocytes sont fortement intriqués les uns dans les autres (allure de « puzzle ») (fig. 38). La taille des oocytes est homogène, le nombre des oocytes restés en cours d'accroissement est peu important. On peut mettre en évidence, le long des parois folliculaires, des « cellules-mères » et quelques oogonies. Chez les mâles les spermatozoïdes occupent presque toute la lumière des follicules, mais il existe encore quelques zones riches en spermatogonies et spermatides. Les spermatozoïdes sont groupés en travées rayonnantes. Les animaux excitables (stade « instable » III A2) possèdent des caractéristiques histologiques voisines de celles qui ont été décrites chez *Mytilus edulis*. Chez les femelles, le contour des oocytes devient plus régulier, la vésicule germinative peu distincte. Chez les mâles, le contenu des follicules (spermatozoïdes) paraît devenir homogène grâce à la disparition des travées rayonnantes.

Le stade III A est caractérisé macroscopiquement par le volume maximum atteint par la masse viscérale. Le dessin des follicules a disparu et il est possible en pressant sur la masse viscérale avec une baguette de verre appliquée latéralement, de provoquer l'émission de quelques gamètes lorsque les animaux sont arrivés au stade III A2.

La distinction des sexes par la couleur de la masse viscérale appelle quelques remarques. On rencontre en effet des colorations jaune-orangé, jaune-pâle ou blanchâtre. Dans le premier cas (jaune-orangé), la biopsie de la gonade prouve que l'on a toujours affaire à des femelles. Mais on rencontre encore de vraies femelles qui possèdent une masse viscérale de couleur jaune crème ou blanchâtre. L'examen cytologique montre pourtant que les gonades ne renferment pas de spermatozoïdes et que les animaux sont en apparence unisexués. Enfin les mâles sont toujours de couleur blanchâtre. L'examen macroscopique n'est donc pas suffisant pour différencier les sexes, aussi j'ai toujours prélevé, à l'extrémité de la masse viscérale, à l'aide de pinces fines, un petit morceau de gonade qui était dissocié et examiné au microscope.

Quelle est la signification de cette coloration différente des œufs ? Deux hypothèses peuvent être formulées. On pourrait d'abord songer à l'existence de deux races distinctes, l'une possédant des oocytes jaune crème, l'autre des oocytes jaune orangé. On peut également se demander si ce dualisme n'est pas lié à l'origine des femelles. S'il en était ainsi, les processus de métabolisme au cours de la vitellogenèse pourraient être légèrement différents chez les « vraies femelles » et chez les mâles féminisés.

Stade III B. Des élevages effectués au laboratoire montrent que l'émission des gamètes peut être très importante (une seule ponte ou éjaculation) ou fractionnée en petites émissions qui se suivent à plusieurs jours d'intervalle. Comme chez *Mytilus edulis,* nous retrouvons ici des stades de vidange partielle ou subtotale de la gonade. Après la ponte (ou l'éjaculation) le volume de la masse viscérale diminue considérablement mais l'examen histologique révèle qu'il existe des produits sexuels non émis et des gonies en cours de multiplication (fig. 39). Une émission ou plusieurs émissions ultérieures sont donc possibles à partir de ce matériel.

Ce stade se reconnaît macroscopiquement grâce aux caractères suivants :

1° le volume des gonades est considérablement réduit ;

2° la masse viscérale est aplatie, son bord ventral forme un angle aigu ;

3° la couleur est devenue uniforme quels que soient les sexes (blanc-jaunâtre crémeux) ;

4° les tissus de la masse viscérale sont redevenus légèrement translucides et on peut apercevoir par transparence le dessin de l'intestin.

Stade III C. Les phénomènes de gamétogenèse que l'on peut mettre en évidence n'ont jamais l'intensité de ceux que j'ai décrits chez les moules. La durée de la période de restauration est d'environ trois semaines à un mois. Elle est plus courte lorsque l'émission précédente a été faible. La phase de réplétion de la gonade (III A) qui suit la première ponte ou éjaculation n'atteint jamais l'importance de la précédente. Les animaux peuvent ainsi effectuer deux émissions successives en juin-juillet, la seconde émission étant très faible par rapport à la première. Pendant le mois d'août, les gonades restent au repos mais il arrive souvent, dans les populations du bassin d'Arcachon, que les phénomènes de gamétogenèse reprennent en septembre. L'examen histologique des individus, pendant le mois d'août révèle l'existence, dans les follicules, de gamètes non émis ou en cours de maturation. Cette ponte de septembre est particulièrement importante (Arcachon) lorsque les conditions hydrologiques ont été défavorables au moment des émissions précédentes du début de l'été (faibles températures, pluies). On assisterait alors, suivant l'expression de Bouxin (1956) à une « ponte compensatrice ». Ce comportement serait commun à de nombreuses espèces de bivalves. Bouxin (1956) l'aurait observée chez *Cardium edule* et *Tapes* sp., j'ai pu constater des faits identiques (Le Dantec et Lubet, 1957) chez *Gryphæa angulata.*

Un fait important à signaler est que l'inversion sexuelle ne paraît pas se produire pendant la durée du stade III. L'étude de nombreux animaux en période de restauration (III C) montre que, peu de temps après l'émission les phénomènes de gamétogenèse redonnent des gamètes de même sexe. Chez une femelle (oocytes résiduels de la première ponte), on rencontre le long des parois du follicule (fig. 39) des oogonies en division, de jeunes oocytes en cours d'accroissement (prévitellogenèse). Il en est de même chez les mâles. Seuls les individus possédant les deux lignées sexuelles dans leurs follicules présentent la coexistence de spermatogonies, de spermatocytes et d'oocytes.

L'élevage au laboratoire, depuis le mois de juin jusqu'en octobre d'individus marqués (le sexe était repéré lors de la première émission) confirme cette étude histologique. Il n'y a jamais eu d'inversion sexuelle pendant la durée de la période de reproduction.

Les individus appartenant au stade III C sont assez difficiles à identifier macroscopiquement. Une biopsie de la gonade est indispensable. Quelques caractères macroscopiques peuvent toutefois être utilisés. Le dessin des follicules réapparaît, le volume de la masse viscérale devient plus important et les tissus perdent leur transparence.

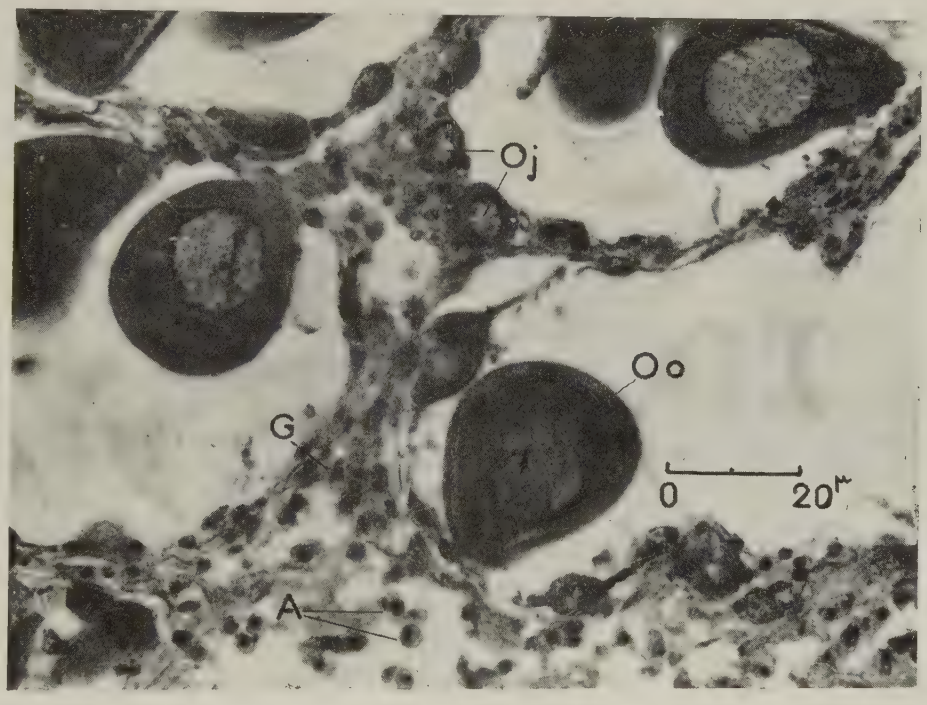


FIG. 39. — *Phase de restauration des gonades après la ponte chez* Chlamys varia L. (20.VI.1952, Regaud, hématoxyline). Oj : oocytes en cours de maturation. Oo : oocytes. G : oogonies. A : amoebocytes.

Enfin, après la dernière émission, je n'ai pu observer, dans les follicules de la gonade, de remaniements qui aient l'ampleur de ceux qui ont été décrits chez *Mytilus edulis* (stade III D). On constate seulement un afflux d'amœbocytes. Le diamètre des follicules diminue mais leur contour reste facilement identifiable sur coupes. Contrairement à ce que l'on observe chez les moules, les gonies ne se regroupent pas en amas. Les « cellules-mères » restent visibles mais les spermatogonies ou oogonies résiduelles ne semblent pas se multiplier. Toutefois, elles paraissent subir des changements morphologiques caractérisés, comme chez *Mytilus*, par un tassement de la chromatine qui rend les sections nucléaires très sombres. Il devient alors impossible d'identifier les spermatogonies ou les oogonies.

B. - Séquence des phénomènes sexuels.

Des examens macroscopiques et histologiques ont permis de connaître, pour chaque date d'examen, le pourcentage des différentes étapes définies ci-dessus. Les dates des émissions probables ont été déterminées comme chez *Mytilus edulis*. Des expériences de stimulation effectuées au laboratoire ont précisé ces résultats.

a) **Station du bassin d'Arcachon.** La durée de la phase de repos sexuel est fonction de la date des dernières émissions. Celle-ci varie suivant les individus et les années. Le cycle de reproduction peut s'achever après les pontes de juillet. Le stade 0 commence alors dès le début du mois d'août. Lorsqu'il existe des émissions en septembre ou octobre (« pontes compensatrices »), la durée du stade 0 est plus courte. Cette émission automnale a été très importante en 1951, 1952 et 1954. Elle n'a pas eu lieu en 1957. Son existence semble dépendre des conditions hydrologiques au moment de la première émission. Lorsque celle-ci est très importante (vidange total des gonades), il est rare de constater des pontes d'automne. Lorsque la température des eaux a été froide pendant les mois de printemps, la première ponte est moins importante et étalée. La vidange des gonades est alors partielle.

La phase de repos sexuel dure jusque vers la fin du mois de décembre. Les gonies entrent alors en multiplication (stade I). Ces phénomènes sont visibles, dans la plus grande partie de la population, fin décembre-début janvier. Le stade I paraît être très fugace (8 à 15 jours). La spermatogenèse et l'oogenèse se déroulent pendant les mois de l'hiver et au début du printemps. Elles paraissent s'arrêter vers la fin du mois d'avril (stade III A1). Les gonades ont alors atteint leur stade maximum de réplétion mais les animaux restent encore inexcitables (aucune action des stimuli externes). La période de reproduction s'étale entre la fin du mois de mai et le mois de juillet ou de septembre, suivant les cas. Lorsqu'il existe une ponte automnale, les gonades subissent une période de ralentissement des phénomènes de gamétogenèse pendant le mois d'août.

Les principales émissions, en général très groupées pour une même station, ont lieu à la fin du mois de mai ou au début de juin. Quelques faibles émissions ont également lieu trois semaines ou un mois après les premières. Elles sont plus étalées que les précédentes.

b) **Stations de La Rochelle-Oléron.** Les séquences du cycle sexuel sont très voisines mais il semble exister un léger décalage dans la date de maturité (stade III A2). Celle-ci n'est atteinte que fin juin-début juillet. Les secondes émissions sont également plus tardives (fin juillet-début août). Les émissions tardives sont moins fréquentes que dans le bassin d'Arcachon (1952, 54). Lorsqu'elles ont lieu (fin septembre) le volume des gonades n'atteint jamais celui que l'on peut observer chez les individus du Bassin.

C. - Les émissions de gamètes.

La durée de la période de reproduction (stade III) est donc moins importante chez *Chlamys varia* que celle qui a été mise en évidence par AMIRTHALIGHAM (1928) chez *Pecten opercularis* ou par TANG (1941) chez *Pecten maximus*. Le cycle sexuel de *Chlamys varia* se rapprocherait donc beaucoup plus de celui de *Gryphaea angulata*.

a) Périodicité des émissions.

L'étude précédente vient de nous montrer que les animaux peuvent pondre deux fois au cours de la saison de reproduction (stade III) plus rarement trois fois. La première émission semble être quantitativement la plus importante. Le tableau ci-après indique les dates des émissions mises en évidence en différentes stations.

Dates des premières pontes.

	ARCACHON	LA ROCHELLE	ROSCOFF
1952	9.VI	10-12.VII	
1953	20.VI	12-15.VII	25.VII
1955	18-20.VI		
1956	5.VI		
1957	16.VI	9-12.VII	

Par ailleurs, le nombre de mâles et de femelles ayant émis leurs gamètes est très voisin, dans une population déterminée et pour la même date. Après cette première émission, la gonade des ani-

maux est le siège de phénomènes de restauration. La durée du stade III C est d'environ trois semaines à un mois. Des élevages entrepris au laboratoire ont permis de le vérifier. Les résultats sont exposés dans le tableau ci-après.

Dates des pontes successives observées au laboratoire au cours de l'année 1952

Femelle	1	6.VI	(III Bv)	28.VI		11.X
—	2	6.VI	(III Bv)	2.VII		
—	3	7.VI	(III B)	19.VI	11.VIII	29.IX
—	4	6.VI	(III B)	11.VI	14.VIII	
Mâle	1	6.VI	(III Bv)	21.VI		
—	2	6.VI	(III Bv)	24.VI		
—	3	6.VI	(III B)	17.VI	10.VII	14.X
—	4	7.VI	(III B)	12.VI	14.VII	25.IX

III B vidange partielle après la 1re émission
III Bv — subtotale — —

L'étude de ces résultats (élevages de *Chlamys varia* au laboratoire) montre les faits suivants :

1° Lorsque la première ponte ou éjaculation a été très importante (III Bv) et brutale (les phénomènes n'ont pas duré plus d'un jour), la durée de la phase de restauration de la gonade est comprise entre trois semaines et un mois. Une seconde émission, de faible importance et en général fractionnée elle-même en petites émissions secondaires se suivant à peu d'intervalle, se place à la fin du mois de juin ou au début de juillet. Enfin quelques individus peuvent ultérieurement pondre ou éjaculer à nouveau en septembre ou dans les premiers jours d'octobre. On a donc deux séries d'émissions successives : début juin, fin juin ou début juillet et plus rarement fin septembre. Les premières pontes ou éjaculations sont très importantes.

2° Lorsque les premières émissions sont partielles (vidange incomplète des gonades III Bi), on constate souvent, chez un même individu, une succession de petites pontes ou éjaculations séparées par des intervalles de quelques jours et dont l'ensemble peut s'étaler sur huit à quinze jours. Les gonades sont alors le siège de phénomènes de gamétogenèse de peu d'importance. Cette nouvelle phase (stade III C) conduit à une deuxième émission très faible qui peut être également fractionnée comme la première. Enfin, il peut souvent se produire en octobre une troisième ponte ou éjaculation.

3° Comme je l'ai signalé chez *Mytilus edulis* L., la durée des phénomènes de restauration est à peu près identique chez les mâles et chez les femelles.

L'absence de résultats statistiques importants empêche encore de dire si les premières émissions se produisent lors des marées de vives-eaux. Amirthaligham (1928) a montré en effet que les phénomènes sexuels, chez *Chlamys opercularis* L.,semblent être soumis à une périodicité lunaire.

Enfin, contrairement à ce qu'a écrit Dalmon (1935), il n'y a jamais d'incubation des oocytes dans les branchies ou le manteau. L'observation de femelles en train de pondre montre que les oocytes sont évacués en dehors de la cavité palléale grâce à de violentes contractions du muscle adducteur des valves.

En conclusion, on ne peut parler, chez *Chlamys varia* L., d'une véritable périodicité des émissions. La première émission est la plus importante ; elle est suivie, après un délai de trois semaines à un mois, d'une seconde émission. Ces émissions peuvent être totales et brutales (une nuit) ou fractionnées en petites pontes ou éjaculations successives dont l'ensemble est étalé sur plusieurs jours. Il peut enfin exister, en automne, une troisième émission. Ce comportement sexuel n'est pas sans rappeler celui de *Gryphaea angulata* Lmk. (Le Dantec et Lubet, 1957). La période de reproduction observée est en effet moins étalée que chez les *Pecten* (*P. maximus* et *P. opercularis*).

b) Facteurs externes pouvant déclencher des émissions ; stades sexuels réagissant à ces stimuli.

L'action de quelques facteurs externes a été étudiée expérimentalement. Les techniques utilisées sont identiques à celles qui ont été décrites ci-dessus (*Mytilus edulis* L.). Les résultats sont exposés dans le tableau XXIII.

Les stimuli mécaniques et thermiques ne déclenchent la ponte ou l'éjaculation que lorsqu'ils sont appliqués sur des animaux mûrs (stade III A2 : « stade instable ») ou sur des animaux ayant effectué une première ponte ou éjaculation peu importante (stade III Bi : « vidange partielle »). Ces résultats semblent superposables à ceux qui ont été obtenus chez les moules. Toutefois, la durée de la période pendant laquelle les animaux sont excitables semble être plus longue chez *Chlamys varia* L. que chez *Mytilus edulis* L. J'ai retrouvé chez *Gryphaea angulata* (application de stimuli) un comportement identique à celui des « pétoncles ».

La nature du stimulus appliqué semble être indifférente. Les résultats sont très voisins, que l'on fasse agir des stimuli mécaniques ou des stimuli thermiques (choc thermique avec retour à la température initiale). Là encore, l'action combinée de plusieurs stimuli est plus efficace.

Enfin, les gamètes semblent émettre dans l'eau de mer des substances qui pourraient exciter électivement les animaux de sexe opposé. J'avais déjà signalé ce phénomène dans une publication antérieure (Lubet, 1951), j'apporterai toutefois quelques précisions complémentaires :

1° Les spermatozoïdes de *Chlamys varia* L., comme ceux de *Mytilus edulis* L. paraissent capables d'émettre deux catégories de substances. Les premières sont solubles dans l'alcool à 95°, le benzène, l'acétone et l'eau de mer. Elles sont thermolabiles. Elles semblent être voisines de l' « hormone de Galtsoff » et pourraient être de nature lipoprotéique. Elles déclenchent électivement la ponte de femelles mûres (stade III A2). Une substance comparable à la « diantline de Nelson » peut être également extraite du sperme fonctionnel. Elle provoque l'éjaculation des mâles mûrs.

2° Les oocytes semblent émettre dans l'eau de mer une substance (ou un complexe) qui stimule l'émission du sperme chez les mâles mûrs. Cette substance présente certaines réactions des protéines (biuret, Millon, ninhydrine) et des glucides (nitrate d'argent ammoniacal).

III. - SEQUENCES DU CYCLE SEXUEL CHEZ *P. MAXIMUS* L.

Je n'ai pu disposer d'un nombre suffisant d'individus pour pouvoir employer la méthode statistique. La période de repos sexuel (stade 0) paraît s'étaler, dans le bassin d'Arcachon, entre le mois de novembre et le mois de décembre. L'allure histologique de ce stade rappelle celle qui vient d'être décrite, chez *Chlamys varia*. La masse viscérale devient transparente, la partie femelle de la gonade étant à peine un peu plus foncée que la zone mâle. Ce stade est comparable au stade « spent » de Tang (1941). Les phénomènes de gamétogenèse reprennent à la fin du mois de décembre ou début janvier. Ils se déroulent jusqu'au mois d'avril (stade II). Le volume des gonades augmente progressivement (« filling stage » de Tang), la couleur de chaque zone devient caractéristique (saumon pour la zone femelle, crème jaunâtre pour la zone mâle). La maturité sexuelle est atteinte à la fin du mois de mars ou dans les premiers jours d'avril (stade III A comparable au « fill stage » de Tang). J'ai pu observer des émissions en avril puis en mai. La portion mâle de la gonade semble le plus souvent arriver à maturité avant la zone femelle. Toutefois j'ai pu constater sur de nombreux cas (animaux adultes) que la ponte suit de quelques heures l'éjaculation. Après ces émissions, les gonades ne se vident pas complètement (stade III B comparable aux « spent stage » de Tang). La phase de restauration (stade III C ou « recovering and filling stage » de Tang) commence immédiatement après l'émission. Il m'a été impossible de suivre la durée exacte de ce stade mais on trouve encore des animaux pleins (III A) en juin puis en juillet. Il y aurait donc de fortes présomptions pour que la durée de ce stade n'excède pas un mois. Pendant les mois les plus chauds de l'année (fin juillet, août et début septembre), les animaux semblent à demi vides. L'allure histo-

logique des gonades rappelle celle qui a été décrite chez *Chlamys varia* L. pendant la même période. Tout se passe comme si les phénomènes de restauration (stade III C) étaient inhibés. Les femelles présentent des oocytes non émis, à allure nécrotique. On peut alors se demander si les fortes températures n'inhiberaient pas les phénomènes de gamétogenèse qui pourraient reprendre lorsque les eaux se refroidissent, à la fin du mois de septembre. On rencontre, en effet, des animaux mûrs en octobre et quelquefois même dans les premiers jours de novembre. J'ai pu observer des émissions dans le courant du mois d'octobre. Les animaux qui avaient pondu et éjaculé entraient alors dans la phase de repos sexuel.

Ce cycle annuel semble être plus proche de celui de *Mytilus edulis* ou de *Mytilus galloprovincialis* que de celui de *Chlamys varia*. Toutefois, on assiste, comme chez cette dernière espèce, à un arrêt des phénomènes de gamétogenèse pendant le mois d'août. Enfin, la durée de la phase de repos sexuel est très réduite chez *Pecten maximus* alors qu'elle est beaucoup plus importante chez *Chlamys varia* et *Mytilus edulis*.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE II.

1° Les séquences et les modalités du cycle sexuel de *Chlamys varia* L. ont été étudiées au cours de ce chapitre. Les phénomènes cytologiques se rapprochent de ceux qui ont été décrits chez *Mytilus edulis* L. Il est encore possible de distinguer plusieurs étapes caractérisées par l'allure histologique ou l'aspect macroscopique de la gonade (stades 0, I, II, III A, B, C). Enfin, l'étude histologique montre que la présence d'individus intersexués est assez rare pour les populations des stations de La Rochelle et d'Arcachon.

2° La séquence des pontes ou éjaculations a été précisée. Les animaux peuvent pondre deux fois dans l'année, plus rarement trois fois. Nous n'avons pas retrouvé, chez *Chlamys varia* L., une périodicité des émissions comparable à celle qui a été décrite chez les *Pecten* ou chez les moules. Le cycle sexuel de *Chlamys varia* pourrait plutôt se comparer à celui de *Gryphaea angulata*.

3° La ponte ou l'éjaculation peuvent être provoquées par l'application de certains excitants. Une variation brusque des facteurs externes, entre certaines limites semble être déterminante ; il ne semble pas y avoir de stimulus électif bien que l'application simultanée de plusieurs excitants donne toujours des pourcentages de pontes ou d'éjaculations plus importants. Ces stimuli n'agissent que lorsque les animaux ont atteint un certain stade (III A2 : « stade instable ») correspondant à la maturité sexuelle.

Enfin, les gamètes mûrs semblent émettre, dans l'eau de mer, des substances pouvant déclencher électivement, la ponte ou l'éjaculation des animaux mûrs de sexe opposé.

BILAN DES PRINCIPAUX FAITS ACQUIS

CONCLUSIONS GENERALES

Ces recherches ont permis de préciser les séquences et les modalités du cycle sexuel de *Mytilus edulis L.*, *Mytilus galloprovincialis* Lmk. et de *Chlamys varia* L.

PREMIERE PARTIE

1° ***Mytilus edulis*** et ***Mytilus galloprovincialis*** peuvent être nettement différenciées grâce à certaines particularités d'ordre morphologique ou biologique : croissance en hauteur, durée du cycle sexuel. Toutefois la présence probable du même nombre de chromosomes et la possibilité d'hybridations semblerait prouver que l'on a affaire à deux races génétiquement distinctes d'une même espèce, douées chacune d'une grande variabilité en fonction des conditions écologiques.

2° Une étude cytologique et histochimique des phénomènes de gamétogenèse a été tentée. Elle a permis de vérifier et de compléter l'échelle des stades macroscopiques proposée par Chipperfield. Le stade III (période de reproduction) a été divisé en plusieurs étapes successives (A, B, C, D) ayant chacune une morphologie et une physiologie particulières. Il a été démontré qu'après chaque émission, la gonade est immédiatement le siège de phénomènes de restauration permettant, au bout d'un délai qui peut varier entre trois semaines et un mois, l'acquisition d'une nouvelle maturité sexuelle suivie par une ponte ou une éjaculation.

3° La durée des principales étapes du cycle sexuel varie en fonction des conditions externes présentes dans chaque biotope. La phase de repos sexuel est plus longue dans le bassin que dans les zones océaniques, la durée de la période de reproduction est plus importante chez les animaux des bouées ou du littoral (océan). Par ailleurs, les séquences du cycle sexuel sont nettement différentes, dans un même biotope, pour *M. edulis* et pour *M. galloprovincialis*.

4° La durée des phénomènes sexuels paraît être fonction des conditions externes. Température et salinité sont vraisemblablement liées et il est probable que leur incidence conjuguée exerce une action directe ou indirecte (composition du phytoplancton) sur les phénomènes du métabolisme. Pendant la phase de repos sexuel, des lipides ou du glycogène s'accumulent dans les cellules du tissu conjonctif. Ces réserves sont utilisées au cours de la gamétogenèse. La phase de repos sexuel est vraisemblablement sous la dépendance des conditions de nutrition : constitution du phytoplancton. Les hautes températures des mois d'été pourraient intervenir en inhibant les phénomènes de gamétogenèse, ce qui aurait pour effet de permettre le développement du tissu conjonctif (accumulation de réserves : stades III D et 0).

5° L'intégrité des ganglions cérébroïdes est indispensable au déroulement normal des phénomènes sexuels. L'ablation bilatérale entraîne des perturbations importantes dont la nature est fonction du stade auquel a été pratiquée l'intervention. Pendant la phase de repos sexuel ou au début des phénomènes de gamétogenèse (stades I et II), celle-ci provoque un retard important de la maturité sexuelle en même temps qu'une activité sexuelle très faible (peu de gamètes fonctionnels). La réduction du tissu conjonctif est également plus lente chez les opérés que chez les témoins. Le cerveau exerce donc une influence directe ou indirecte sur les phénomènes de gamétogenèse ou de dégradation des réserves. On ne peut déceler la part qui revient aux neurohormones des cellules neurosécrétrices.

6° Les séquences et les modalités normales des émissions de gamètes ont été précisées chez *M. edulis*. On assiste à un synchronisme parfait entre les dates des pontes et des éjaculations. L'étude, pendant plusieurs années, d'une population de la zone intercotidale montre une certaine périodicité des émissions. Celles-ci s'effectuent le plus souvent au moment ou peu de temps après les marées de vives-eaux. La durée de la phase de restauration des gonades pouvant varier entre quinze jours et un mois, il s'ensuit des retards qui fragmentent la population en plusieurs groupes. Ces comportements différents introduisent des décalages variables (15 jours à un mois) entre les dates d'émissions.

7° L'analyse expérimentale de l'action de quelques facteurs externes, sur les animaux mûrs, a été tentée. Les moules ne réagissent (pontes ou éjaculations) que pendant certains stades dits « instables » qu'il est difficile de distinguer macroscopiquement des stades voisins mais qui sont cytologiquement distincts de ceux-ci. Tout changement brusque des facteurs externes est efficace, entre certaines limites. Il ne semble pas y avoir de stimulus électif, bien que l'action simultanée de plusieurs excitants soit en définitive plus importante que celle que donne chacun d'eux pris isolément. Ces faits ont été mis en évidence par l'application de stimuli de nature mécanique, thermique et chimique (variations de salinité). Le sperme actif semble secréter dans l'eau de mer des « fertilisines ». Deux groupes de substances ont pu être mises en évidence par les effets qu'elles produisent. Une première fertilisine serait comparable à l' « l'hormone de Galtsoff » (étude sur *Gryphaea virginica*). Elle provoque la ponte des femelles réceptives (stade III A2). L'étude de certains caractères de solubilité apparenterait hypothétiquement cette substance au groupe des lipoprotéines. La deuxième fertilisine serait voisine de la « diantline de Nelson » ; elle déclenche l'émission du sperme chez les mâles excitables.

8° Les expériences d'ablation bilatérale montrent que les ganglions cérébroïdes et viscéraux exercent un contrôle important sur l'émission des gamètes et les séquences de la phase de gamétogenèse qui suit la ponte ou l'éjaculation. L'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes pratiquée avant le stade « instable » hâte la maturation des gamètes et déclenche de ce fait des émissions plus précoces et plus importantes. Par ailleurs l'absence de ganglions cérébroïdes retarde, après cette ponte, l'acquisition de la maturité sexuelle suivante. L'intégrité des ganglions viscéraux est également indispensable au déroulement normal des phénomènes, l'ablation bilatérale retardant (sauf au stade « instable ») l'émission des gamètes.

DEUXIEME PARTIE

1° ***Chlamys varia*** est un hermaphrodite successif. Le nombre des mâles augmente en fonction de l'âge des animaux, dans une population déterminée. Des élevages ont permis de montrer que des mâles des Groupes I (un an), II (deux ans), III (trois ans) pouvaient devenir femelles au cours du cycle sexuel suivant. La transformation des femelles en mâles a été découverte par K. Reddiah. Je n'ai pu la mettre en évidence dans mes élevages. L'inversion sexuelle est le plus souvent totale (gonade uniquement mâle ou femelle pendant toute la durée d'un cycle sexuel). Toutefois, l'examen histologique montre qu'il existe un petit nombre d'intersexués : les deux lignées germinales coexistent dans les mêmes follicules des gonades. Enfin, de très rares cas d'hermaphrodisme simultané ont été décrits : gonade femelle distincte en position distale, gonade mâle proximale. Il n'est pas exclu qu'il puisse également exister de « vrais mâles » ou de « vraies femelles » ne subissant aucune inversion sexuelle.

2° Les séquences du cycle sexuel et des émissions ont été précisées. Le cycle sexuel de *Chlamys varia* L. semble assez proche de celui de *Gryphaea angulata*. La ponte ou l'éjaculation peuvent être provoquées par l'application de certains excitants. Une variation brusque des facteurs externes, entre certaines limites, semble être déterminante. Il ne semble pas y avoir, comme dans le cas de *M. edulis*, de stimulus électif. Ces derniers n'agissent que lorsque les animaux ont atteint un certain stade « instable » (III A2). Enfin les gamètes semblent émettre, dans l'eau de mer, des substances pouvant déclencher électivement la ponte ou l'éjaculation des animaux de sexe opposé.

ANNEXE

Tableaux I à XIX. — *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis.*

Tableaux XX à XXIII. — *Chlamys varia.*

TABLEAU I — Températures moyennes et salinités moyennes pour différentes stations du bassin d'Arcachon et des passes (bouées et balises)

Moulières des bouées

	1957		1956		1955	
	T°	S °/₀₀	T°	S °/₀₀	T°	S °/₀₀
JANVIER						
Océan (Pte sud)	10,9	34,96	12,2	34,3		
Bouée A et 1				34,3		
Bouée 5					12,5	34,67
Bouée 8	9,6	34,6	8,7	31,55	11,4	30,07
Bouée 10			8,4	31,06		
Bouée 9	9,4	33,7	8,4	30,81	10,9	28,01
Bouée 11			8	30,3	10,6	27,03
Bouée 12			7,8	29,88	10,6	24,45
Bouée 13			7,8	28,91		
Bouée 14			7,8	28,82	10,25	21,76
Bouée 15	6,3	31,6	7,7	28,8	9,9	23,4
Coffre Tès	6,3	30,01	7,1	26,1	7,9	19,9
FÉVRIER						
Océan						
Bouée 4					11,4	34,74
Bouée 5					11,2	34,67
Bouée 6					11,2	34,49
Bouée 8					10,8	33,6
Bouée 10					10,8	33,3
Bouée 9					10,6	33,17
Bouée 11					10,5	32,9
Bouée 12	9,5	33,6			9,9	32,1
Bouée 14	9,1	31,9				
Bouée 15					8,8	28,8
Coffre Tès	8,8	30,4			7,9	26,12
MARS						
Océan	12,1	35,4				
Bouée 1					12	33,51
Bouée 2					12,8	34,7
Bouée 4					13	33,1
Bouée 6			10,5	34,6	11,7	32,3
Bouée 7			10,4	34,6	12,1	31,8
Bouée 8			10,5	34,3		
Bouée 10			9,9	34,1	12,1	31,2
Bouée 9			9,9	33,8	12,3	30,9
Bouée 11			9,7	32,7	12,1	30,7
Bouée 12	13	33,9	9,9	32,7	12,1	29,9
Bouée 14	13	32,7	9,8	31,1		
Bouée 15			9,9	30,9	11,6	29,5
Coffre Tès	11,9	30,2	8,8	30,7	10,8	27,9
AVRIL						
Océan	12,5	34,1				
Bouée atter.					12,5	34,25
Bouée 5						
Bouée 6			12,1	34,9	12,5	32,9
Bouée 7			12,3	34,9		
Bouée 8			12,5	34,5	12,8	32,5
Bouée 9			12,6	34,5	13	31,9
Bouée 10			12,6	34,3	13	32,2
Bouée 11			12,8	34	13	31,7
Bouée 12	13	34,9	12,9	33,5	13,3	31,4
Bouée 14	12,7	34,6				
Bouée 15			12,2	31,4	13,3	30,8
Coffre Tès	12,7	31,1	11,9	30,67	13,4	29,2

	1957		1956		1955	
	T°	S °/₀₀	T°	S °/₀₀	T°	S °/₀₀
MAI						
Océan	15,1	34,5			14,9	35,67
Bouée 12			16,3	33,1	15,9	33,27
Bouée 15	16,3	32,7	16,7	32,7	16,1	32,67
Coffre Tès	16,1	31,1	16,7	30,2	16,9	31,6
JUIN						
Océan	17,3	35,7			16,8	35,78
Bouée 8	18,3	34,8			18,1	34,3
Bouée 12	18,5	33,1		32,9		33,4
Bouée 15	19,1	32,5	19	33		33,2
Coffre Tès	19,5	32,4	18,9	31,2	19,1	32,1
JUILLET						
Bouée 12	20,9	33,9	20,2	34,1		33,8
Bouée 15	22,1	33,4	21,5	33,7		32,9
Coffre Tès	21,9	32,6	20,1	32,2	22,9	32,7
AOUT						
Océan	20,1	35,1				
Bouée 12	21,2	34,4		34,1	21,7	33,9
Coffre Tès	20,9	33,1	20,3	32,8	22,1	33,9
SEPTEMBRE						
Océan	19,9	34,8	19,7	35,1		
Bouée 2		34,7		35,1		
Bouée 12		34,6		19,1	34,1	
Coffre Tès	19,2	33,1	19,1	32,9		33,6
OCTOBRE						
Océan	17,8	35,4	18,8	34,9		
Bouée 11			16,9	34,1	16,5	33,9
Bouée 12			16,8	34	16,6	33,8
Bouée 15	15,2	34,2	16,1	33,7	15,9	33,6
Coffre Tès	15,1	33,1	16,1	32,3	14,9	33,5
NOVEMBRE						
Océan	13,1	35,1	14,9	34,9		
Bouée 8	13,1	34,8	13,1	34,7		34,5
Bouée 9			12,9	34,4	16	34,5
Bouée 11			12,8	34,4	14,5	33,7
Bouée 15	12,6	34,2	11,9	32,7	14,3	33,6
Coffre Tès	11,5	33,8	11,7	31,9	10,1	32,7
DÉCEMBRE						
Océan						
Bouée 6						
Bouée 7						
Bouée 9					12	34,1
Bouée 10					12	33,9
Bouée 12			11,9	34,4	11,2	33,4
Bouée 14			10	33,1	10,1	32,8
Bouée 15			10	33,1	10	32,6
Coffre Tès			9,1	32	9,5	32,1

TABLEAU II — Températures et salinités moyennes pour quelques stations du bassin d'Arcachon
Moulières benthiques (Courbey-Eyrac)

	1957		1956		1955	
	T°	S °/₀₀	T°	S °/₀₀	T°	S °/₀₀
Station du Courbey						
Janvier	6,9	32,8	7,5	28,6	9,5	22
Février	9,3	29,4	2	29,8	8,5	26,1
Mars	12,6	31,09	9,1	32,18	12,4	29,5
Avril	12,9	33,65	12,6	32,25	13,9	29,6
Mai	16,5	33,14	17,1	33,09	18,2	32,8
Juin	19,1	32,81	19,2	33,11	19,2	33,13
Juillet	22,1	33,25	21,9	33,25	21,7	34,1
Août	21,5	33,74	21,8	33,9	23,1	34,4
Septembre	18,9	34,05	19,9	33,9	20,2	34,5
Octobre	17,3	34,5	15,8	33,8	15,7	33,6
Novembre	12,6	34,3	11,9	32,5	12,3	32,6
Décembre			9,1		10	29,8
Station d'Eyrac						
Janvier	6,6	30,08	6,4	26,9	7,8	20,1
Février	8,9	30,06	gel	28,1	9,2	26,2
Mars	11,86	30,31	9,1	31,1	12	29,1
Avril	12,7	32,65	11,98	30,9	13,3	29,9
Mai	15,63	31,33	16,09	31,6	16,59	32,1
Juin	19,33	32,56	18,21	31,3	19,52	32,15
Juillet	21,59	31,99	20,61	31,2	22,9	32,71
Août	20,64	32,89	19,84	32,6	22,3	33,6
Septembre	19,12	32,51	18,9	32,8	19,6	33,5
Octobre	14,61	33,28	15,9	33,1	14,5	33,6
Novembre	11,33	33,31	11,5	31,8	10	32,2
Décembre			8,7	32,1	9,1	32,1

TABLEAU III — Sex-ratio chez différentes populations de *Mytilus edulis* L. du bassin d'Arcachon

Taille (mm)	Station du Courbey Avril 1955 - Cote + 1,10			Station d'Eyrac Avril 1956 - Cote + 1,10		
	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Pourcentage de mâles	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Pourcentage de mâles
25	84	64	65,2	51	43	54,2
26	56	74	42,2	73	56	56,5
27	61	101	37,0	80	65	59,1
28	66	64	50,7	63	55	53,3
29	41	31	65,2	129	111	53,7
30	71	61	53,7	135	93	59,2
31	111	102	52,1	102	105	49,5
32	78	46	62,9	97	95	50,5
33	129	139	48,1	103	116	47,0
34	111	102	52,1	108	99	52,1
35	224	173	56,4	102	105	49,2
36	120	100	54,6	104	90	53,6
37	150	149	50,1	122	96	55,9
38	132	130	50,3	110	99	52,1
39	109	73	58,8	96	102	48,4
40	225	181	55,4	184	176	51,1
41	90	51	63,7	126	136	48,0
42	70	100	43,7	94	97	49,2
43	127	86	59,6	75	78	49,0
44	106	116	47,7	74	69	51,7
45	147	141	51,0	88	97	47,5
46	58	66	46,7	71	65	52,1
47	60	122	32,9	63	69	47,6
48	66	74	47,1	61	85	41,7
49	9	11		74	76	49,3
50	12	20		48	59	44,8
51				57	46	55,3
52				54	68	43,4
53				37	34	
54				5	3	

TABLEAU IV — Séquences du cycle sexuel de *Mytilus edulis* L. dans le bassin d'Arcachon

(Cotes des niveaux rapportées au 0 des cartes marines françaises)

Tableau IV A

Jetée d'Eyrac Cotes + 1 à + 1,10					Jetée d'Eyrac Cotes + 1,70 à + 1,80			
Dates des examens (1956)	Stades				Stades			
	0	I	II	III	0	I	II	III
4. I			21	79			31	69
20. I				100				100
7. II				100				100
18. II				100				100
6. III				100				100
15. III				100				100
2. IV				100				100
17. IV				100				100
3. V				100				100
20. V.	4			96	3			97
2. VI	31			69	33			67
4. VII	100				100			
6. VIII	100				100			
7. IX	97	3			96	4		
20. IX	14	84	2		22	77	1	
6. X	2	63	35		76	1	23	
20. X			100				100	
15. XI			100				100	
6. XII			100				100	
27. XII			47	53			82	18

Tableau IV B (suite)

Pilat (blockhaus) Cotes — 0,60 à + 0, 40					Hortense (cap Ferret) Cotes — 1 m à — 0,50			
Dates des examens (1956)	Stades				Stades			
	0	I	II	III	0	I	II	III
12. I				100				100
15. II				100				100
25. III				100				100
17. IV				100				100
12. V	2			98	4			96
25. V	21			79	19			81
10. VI	27			73	24			76
27. VI	89			11	94			6
11. VII	98	2			92			8
22. VII	86	12	2		81	13	6	
12. VIII	23	27	50		45	21	34	
25. VIII	12	54	19	15	2	17	68	13
10. IX	6	26	46	22	5	25	25	45
25. IX			68	32			51	49
10. X			41	59			39	61
20. XI			7	93				100
5. XII				100				100
27. XII				100				100

Tableau IV B

Coffre du Tès Cotes — 4 à 0									
Dates des examens (1956)	Stades				Date des examens (1956)	Stades			
	0	I	II	III		0	I	II	III
5. I				100	3.VII	100			
25. I				100	24.VII	100		1	
7. II				100	10.VIII	100			
3. III				100	9.IX	84	14	2	
10. IV				100	24.IX	3	69	28	
5. V				100	10.X		7	93	
24. V	7			93	15.XI			100	
6. VI	19			81	10.XII			78	22
20. VI	92			8	20.XII				100

Tableau IV B (suite)

Pignots des parcs du Courbey Cotes + 1,10 à + 1,20					Jetée du Moulleau Cotes + 0,90 à + 1,20			
Dates des examens (1956)	Stades				Stades			
	0	I	II	III	0	I	II	III
10. I				100				100
20. II				100				100
14. III				100				100
15. IV				100				100
6. V				100	3			97
10. VI	23			77	46			54
5. VII	100				98	2		
12. VIII	100				50	48	2	
5. IX	93	7			17	43	39	1
20. IX	6	94				43	53	4
8. X			100				92	8
18. XI			100				54	46
20. XII			27	73				100

TABLEAU V — Séquences du cycle sexuel de *Mytilus galloprovincialis* Lmk.

A : Bassin d'Arcachon (Jetée d'Eyrac) Cotes + 1 à + 1,51					B : Bassin d'Arcachon (Jetée du Moulleau) Cotes + 0,90 à + 1,20			
Dates (1956)	Stades				Stades			
	0	I	II	III	0	I	II	III
4.I				100				100
3.II				100				100
7.III				100				100
9.IV				100				100
7.V				100				100
20.V	1			99				100
10.VI	3			97	5			95
4.VII	49			51	38			62
20. VII	96			4	95			5
10.VIII	100				48	42	10	
20.VIII	86	14			4	41	54	1
9.IX	19	78	3		6	22	60	12
20.IX	3	27	70				24	76
12.X			96	4				100
25.X			72	28				100
11.XI				100				100
10.XII				100				100

D : Capbreton Zone saumâtre					E : Capbreton Zone océanique			
Dates (1957)	Stades				Stades			
	0	I	II	III	0	I	II	III
17.I				100				100
20.II				100				100
13.IV				100				100
17.V	2			98				100
20.VI	7			93	2			98
11.VIII	96	4			32	68		
12.IX	2	18	36	44	4	17		79
10.X			59	41				100
20.XI				100				100

F : Port de la douane (Hendaye) Zone saumâtre					G : Barre de l'Adour Zone océanique			
Dates (1957)	Stades				Stades			
	0	I	II	III	0	I	II	III
17.I				100				100
19.II				100				100
13.IV				100				100
17.V				100				100
20.VI	39			61	11			89
11.VIII	100				54	44		2
12.IX	7	41	52		2	36		62
9.X			63	37				100
20.XI				100				100

C : Bassin d'Arcachon (Pilat, blockhaus). Cotes — 0,60 à — 0,40

Dates (1956)	Stades				Dates (1956)	Stades			
	0	I	II	III		0	I	II	III
5. I				100					
10.II				100	10.VIII	29	71		
20.III				100	20.VIII	7	59		34
14.IV				100	9.IX	2	34		64
15.V				100	26.IX		21		79
14.VI	2			98	14.X				100
11.VII	61			39	5.XI				100
25.VII	96			4	12.XII				100

TABLEAU VI — Durée de la période de reproduction de *M. edulis* L. d'après R.E. Sauvage (1956) modifié

Station	Auteur		Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
ESPAGNE														
Baie de Vigo														
FRANCE														
Barre Adour	Lubet													
C. de Capbreton	Lubet													
Arcachon (océan)	Lubet													
Arcachon (saumâtre)	Lubet													
Baie Aiguillon	Lubet													
Baie Aiguillon	Berner	(1935)												
Concarneau	Bouxin													
ANGLETERRE														
N.E. coast	Mc Intosh	(1891)												
Northumberland	Lebourg	(1906)												
East coast	Harding	(1884)												
The Wash	Chipperfield													
Brancaster	Chipperfield	(1953)												
Lancashire coast	Johnstone	(1899)												
Liverpool	Chipperfield	(1953)												
Plymouth	Lebour	(1938)												
Plymouth	Chipperfield	(1953)												
Brixham	Chipperfield	(1953)												
Exe estuary	Allen et Todd	(1902)												
ECOSSE														
Isle of Skye	Chipperfield	(1953)												
Firth of Forth	Ritchie	(1927)												
Millport	Pyefinch	(1950)												
Millport	Iron and Steel Inst.	(1944)												
HOLLANDE														
Coasts	Berner	(1935)												
Zeeland	Lambert	(1935)												
Waddenzee	Baggerman	(1953)												
DANEMARK														
The Sound	Jorgensen	(1946)												
Iscfjord	Jorgensen	(1946)												
U.S.A.														
Atlantic coast	Field	(1922)												

TABLEAU VII — Variations des principaux constituants au cours du cycle annuel *(Mytilus edulis* L.)
Station d'Eyrac : individus de 42-44 mm

Dates	Nombre de moules	Poids frais moyen (1)	Eau (2)	Subst. sèche	Lipides	Protéines	Glycogène	Stade
8.VI.56	10	3,010	79,1	20,9	3,12	10,96	4,87	0 début
10.VII	10	3,125	79,6	20,4	3,31	10,46	3,96	0
25.VII	10	3,271	80,1	19,9	3,22	11,20	3,38	0
10.VIII	10	3,174	78,8	21,2	3,06	11,02	4,23	0
2.IX	10	3,215	78,1	21,9	2,18	11,97	4,79	0 fin
2.IX	4	3,429	78,9	21,1	2,23	12,16	5,16	0-II (Bouée 7)
17.IX	5	2,694	77,3	22,7	1,92		5,41	0-I
25.IX	10	2,457	78,7	21,3	1,97	11,8	5,21	I-II début
6.X	10	2,617	78,1	21,9	2,12	11,62	5,92	II début
28.X	10	2.489	77,6	22,4	1,83	11,43	5,17	II
14.XI	10	2,514	79,1	20,9	1,37	11,92	4,46	II
6.XII	10	2,430	77,8	22,2	1,53	12,25	4,05	II II fin
29.XII	10	1,739	82,1	17,9	1,34	12,9	2,02	III début femelles
29.XII	10	1,963	79,6	20	1,19	13,15	2,16	III début mâles
10.1.57	10	1,712	80,1	19,9	1,37	11,98	1,19	III A femelles
10.I	10	1,895	79,2	20,8	1,08	12,97	1,23	III A mâles
20.II	5	1,512	81,9	18,1	0,92	12,1	0,87	III C mâles
20.II	10	1,398	81,9	18,1	0,92	12,1	0,87	III C femelles
25.III	10	2,057	80,1	19,9	1,78	13,10	1,12	III A femelles
25.III	10	2,110	78,6	21,4	1,56	13,81	1,24	III A mâles
10.IV	10	2,075	81,2	18,8	2,22	13,80	0,86	III A2 avant ponte
10.IV	10	2,160	79,0	21,0	2,18	14,50	1,38	III A2 mâles avant émission
15.IV	10	1,478	84,4	15,6	0,90	11,25	0,40	III C femelles ponte le 10.IV
15.IV	10	1.725	83.1	16,9	0,98	11,6	0,72	III C mâles éjaculation le 10.IV
23.IV	10	1,410	82,1	17,9	2,13	11,8	1,92	III C A femelles
23.IV	10	1,952	81,5	18,5	2,01	12,4	2,21	III C A mâles
18.V	10	1,272	83,2	16,8	0,82	11,4	0,64	III C femelles
18.V	10	1,442	81,9	18,1	1,18	11,7	0,43	III C mâles
7.VI	10	2,290	78,1	22,9	2,61	11,73	5.52	0
21.VI	10	1,950	78,8	22,2	2,4	12.67	2,75	III A2 femelles
27.VI	5	0,911	78	22	2,37	12,9	0,92	III DC femelles
27.VI	5	2,920	77	23	1,98	11,21	5,60	0 début
2.VII	10	2,993	75,4	24,6	2,69	11,80	7,02	0 (ex-femelles).

(1) La moyenne du poids frais porte au moins sur 25 moules.

(2) Les chiffres exprimant les pourcentages en eau, substance sèche, lipides, etc., sont calculés par rapport au poids vif

TABLEAU VIII — Ablations bilatérales des ganglions cérébroïdes (Résultats août 1955-janvier 1956)

Date des opérations (1955)	Sujets avant ablation		Dates des examens				
	Sexe	Stade	6.X.55	12.X.55	14.XI.55	10.XII.55	6-8.I.56
25.VIII	?	0		0	I-II	tous II	tous II mais peu d'acini
16.IX	Mâles	0-I		II début	II mais peu d'acini		II
	Femelles	0-I		II début	II faible vitellogenèse	II	II faible épaisseur du manteau
28.IX	Mâles Femelles	I-II I-II		mêmes remarques que précédemment			tous II
13.X	Mâles Femelles	II II			II moins avancé que témoins	II	II
28.X	Mâles Femelles	II II		mêmes résultats que ci-dessus			
17.XI	Mâles	II avancé				II-III	tous III 91 % IIIA 8 % IIIB 1 % IIIC
	Femelles	II avancé				II-III	toutes III 91 % IIIA 9 % IIIB
25.XI	Mâles	II fin					tous III 40 % IIIA 46 % IIIB 11 % IIIBv 3 % IIIC
	Femelles	II fin					toutes III 10 % III A 10 % III B 80 % III Bv
8.XII	Mâles	II-IIIA					tous III 30 % III A 29 % III B 40 % III Bv 1 % III C
	Femelles	II-IIIA					toutes III 4 % III A 6 % III B 90 % III Bv
20.XII	Mâles	III A					tous III 32 % III A 34 % III B 34 % III Bv
	Femelles	III A					toutes III 34 % III A 36 % III B 30 % III Bv
Témoins	Mâles		II		II	II-III	tous III 52 % III A 10 % III B 10 % III Bv 20 % III C
	Femelles		II		II	II-III	toutes III 51 % III A 47 % III B 1 % III Bv 1 % III C
Station d'Eyrac (+ 1,10 à + 1,20)	Mâles		II		II	II-III	tous III 56 % III A 38 % III B 2 % III Bv 4 % III C
	Femelles		II		II	II-III	toutes III 43 % III A 39 % III B 4 % III Bv 14 % III C

Stades III : A présence de gamètes mûrs ; B vidange partielle ; Bv vidange totale, très maigre, manteau transparent ; C phase de reconstitution de la gonie après la ponte.

Une cinquantaine d'animaux (mâles ou femelles) ont été opérés à chaque date indiquée ci-dessus.

TABLEAU IX — Ablations bilatérales des ganglions cérébroïdes (Résultats mai 1956-février 1957)

Dates des opérations (1956)	Sujets avant ablation		Dates des examens					
	Sexe	Stade	8.IX.56	12.X.56	21.XI.56	10.XII.56	17.I.57	24.II.57
IV-V	Mâles Femelles	III A III A	Pas de stade 0 restent au stade III D	III D	III D	début de gamétogenèse I	quelques acini début ovogenèse et spermatogenèse	manteau mince I-II
20.VIII	?	0	0	0	I-II	II	II moindre développement des gonades	III A
11.IX	?	0-I			0-II	II manteau mince par rapport aux témoins	II-III moindre développement des gonades	III
18.IX	?	0-I		mêmes observations				
16.X	Mâles Femelles	II début II début	tous II	moins avancé que témoins			II-III manteau mince	III
24.X	Mâles Femelles	II II		mêmes observations				
15.XI	Mâles	II				II - III mais gonade moins développée que chez témoins	tous III 89 % III A 8 % III B 3 % III Bv	
	Femelles	II				mêmes observations	toutes III 92 % III A 7 % III B 1 % III Bv	
12-13.XII	Femelles	II-III					toutes III 6,5 % III A 15 % III B 77 % III Bv 1,5 % III C	toutes III CA1
	Mâles	II-III					tous III 30 % III A 33 % III B 34 % III Bv 3 % III C	tous III CA1
Témoins traumatisés	Mâles			II - II même développement du manteau que dans le biotope d'origine		II-III	tous III 43 % III A 7 % III B 2 % III Bv 48 % III C	tous III A1
	Femelles			mêmes observations		II-III	toutes III 39 % III A 8 % III B 4 % III Bv 49 % III CA1	toutes III A1
Station d'Eyrac (+ 1,10 + 1,20)	Mâles		0-I	I-II début	II	II-III	tous III 91 % III A 1 % III B 8 % III C	tous III A1
	Femelles						toutes III 95 % III A 2 % III B 3 % III C	toutes III A1

Même nomenclature des stades qu'au tableau VIII.

TABLEAU X — Variations saisonnières de la constitution du plancton (bassin d'Arcachon)

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
1951	Zooplancton	10,5	12,1	10,9	24	32	67	88	87	60,9	26,5	8,9	7
	Phytoplancton	11,5	14,9	19,1	36	38	23	12	13	19,1	23,55	11,1	13
	Diatomées	10,5	14,6	18,5	28	16	20	10	12	18,6	22	10	11,5
	Péridiniens	0,5	0,2	0,6	3	22	3	2	1	0,5	1,5	1	0,5
	Hétérokontées	0,5	0,1									0,1	1
1952	Zooplancton	7,5	8,5	19	38	37	65	74	90	63	14	6	9
	Phytoplancton	12,5	13	11	22	43	25	26	10	17	26	18	11,4
	Diatomées	11	12	9,5	12	11	14	24	9,4	16,5	25	17	11
	Péridiniens	0,5	0,5	1,5	10	32	11	2	0,5	0,5	1	0,5	0.4
	Hétérokontées	1	0,5						0,1			0,5	
1953	Zooplancton	8,3	10	21	45	13	59	76	87	60,9	17	10	8
	Phytoplancton	14,5	18	9	15	57	31	24	13	19,1	23	10	12
	Diatomées	14	17,5	7,5	8,5	28	25	21,5	12,5	18	21,5	9,4	11,5
	Péridiniens	0,3	0,5	1,5	6,5	29	6	2,5	0,4	1,1	1,5	0,5	0,5
	Hétérokontées	0,2							0,1			0,5	

Les pourcentages exprimés sont des taux relatifs de fréquence. Pour la définition de ce taux voir LUBET (1953[c]), p. 204-205.

TABLEAU XI — Station d'Eyrac (1958)

(Cotes + 1,05 + 1,15)

Dates (1958)	Mâles				Femelles			
	Stades				Stades			
	III A	III B	III C	III CA1	III A	III B	III C	III CA1
3.I	88	6	6		92	7	1	
6.I	12	86	2		10	85	5	
12.I		76	24			81	19	
20.I			100				100	
3.II	12		69	19	22		52	26
13.II	64		10	26	60		12	28
23.II	92	8			87	12	1	
28.II	29	57	14		14	71	14	1
13.II	64		10	26	60		12	28
16.II	82		5	13	92		89	8
25.II	12	24	64		9	12	2	89
2.III	10		3	87	9			29
10.III	47			53	71			
18.III	100				100			
24.III	77	15	8		77	15	8	
30.III		97	3		1	92	7	

TABLEAU XII — Station d'Eyrac (Résultats statistiques 1955-1956)
(Cotes + 1,10 + 1,20)

Dates	Temp. air	Temp. eau	Écart	S °/₀₀	P.	Stades						
						II	III A	III B	III C	III CA1	III D	O
26 XI.55	3,1	6	2,9	32,1		100						
5.XII	8	8	0	31,8		48	52					
14.XII	13,4	9	4,4	31,2	1,5		100					
15.XII	15	9,6	5,4	31,3			92	8				
19.XII	10,2	9	1,2	31,1			74	23	3			
20.XII	10,7	9,4	1,3	31	3		77	20	3			
22.XII	12,4	9,2	3,2	29,3	1,5		75	15	10			
26.XII	12,4	11	1,4	29,7			81		12	7		
29.XII	11.8	11,	0,8	29,6	4		79	2	9	10		
	5											
I.I 56	9	9,4	0,4	26,8	2		74	11	8	7		
4.I	7	8,2	1,2	26,1	8		49	37	14			
6.I	3,4	5,8	2,4	28,6			51	38	11			
11.I	9,8	6,6	3,2	28,1	14		56	19	25			
14.I	9	7,8	1,2	28,2			54	11	35			
18,1	10,2	8,8	1,4	29,4			56	3	41			
22.I	7	7,5	0,5	31,8			54		21	25		
25.I	9	7,4	1,6	30,9	2,5		56		19	25		
27.I	12	9	3	30	2,7		47	3	21	29		
31.I	8	8	0	32,2	1,5		51		23	26		
2.II	3	2,2	5,2	31,2			53	1	16	30		
10.II	5	2,1	7,1	29,1			57		12	31		
15.II	1	1,9	2,9	28,8			58		15	26		
20.II	2	1	3				61		14	26		
28.II	2,5	1,9	0,6	28,8			60		11	29		
5.III	11	6,4	4,6	29,1	1,5		67		9	24		
6.III	8,2	7,8	0,4	29,11			71			29		
12.III	6	5	1	29,3			82			18		
16.III	6	7	0	31,8			87			13		
18.III	14	10	4	32,2			100					
22.III	9,2	10	0,8	32,4			100					
25.III	10,8	9,8	1	32,3			100					
26.III	11,2	10	1,2	32,1			97	3				
27.III	12	10,4	1,6	31,9			46	54				
28.III	12,4	11,9	0,5	30,9			39	58	3			
30.III	13,8	11,6	2,2	30,6			41	49	10			
2.IV	9,8	12,1	2,3	30,4			40	29	31			
4.IV	9,4	12	2,6	30,4	1		46	7	42	5		
7.IV	11	9	2	30,5			51		27	22		
9.IV	12,9	11,1	1,8	30,9			89			11		
10.IV	15,8	12	3,8	31,1			100					
11.IV	16,6	12,6	4	31,2			100					
12.IV	15,4	11,8	3,6	30,9	1		94	6				
13.IV	15,4	13	2,4	30,6	1,5		15	83	2			
14.IV	14,8	13,4	1,4	30,1	2		9	85	6			
15.IV	12,7	12,5	0,2	29,7	0,5		11	78	12			
17.IV	7,5	11,5	4	29,1			7	21	71			
20.IV	10	10,5	0,5	30,3			9		41	50		
24.IV	13,5	12	1,5	31,3			44			56		
25.IV	12	12	0	31,3			49	2		49		
26.IV	13	12	1	31,3			37	27	7	29		
27.IV	11,4	11,5	0,1	31,2			43	39	9	9		
28.IV	11,7	11,9	0,2	31,2			47	24	28	1		
1.V	12,8	12,8	0	31,8			45	11	31	23		
4.V	15,5	14,5	1	31,7			53		28	19		
7.V	17,4	15,4	2	31,5			49		22	29		
10.V	17,2	15,4	1,8	31,1			78			22		
11.V	15,6	15,4	0,2	31,4			88	6		6		
12.V	13,8	15	1,2	31,5			43	56		1		
14.V	16,5	15,5	1	31,5			29	69	2			
20.V	15,5	16,5	1				19		61	19	1	
24.V	15,5	15,5	0	30,6			28		43	22	7	
25.V	14	15,2	1,2	29,9	3,5		17	12	19	31	10	1
28.V	16,4	14,4	2	23,4	13,5		18	19	27	21	15	
30.V	15,5	17,5	2	31,2			21		11	22	35	11
2.VI	17	18	1				23			19	44	14
8.VI	14,1	16	1,9	31,7	1,5		25			7	12	56
9.VI	15	13,8	1,2	31,8	1		14	7			9	72
10.VI	12	14	2	31,5	1		9	12			18	61
15.VI	14,5	15	0,5	31,6			3	8			22	67
20.VI	18	17	1	32,1							17	83
30.VI	24	20	4	32,4								100

TABLEAU XIII — Station d'Eyrac (Résultats statistiques 1956-1957)
(Cotes + 1,10 + 1,20)

Dates	Temp. air	Temp. eau	Ecart	S °/oo	P	Stades						
						II	III A	III B	III C	III CA1	III D	O
10.XII.56	7,1	8,4	1,3	31,9		21	79					
16.XII	10	9,1	0,9	32,6			100					
20.XII	7,2	8,8	1,6	32,7			100					
25.XII	8	8,6	0,6	28,4	4		100					
30.XII	9,3	9,4	0,1	31,3			100					
2.I.57	5,5	8,3	3	31,1	1		100					
5.I	9	8,1	0,9	30,8			92	8				
7.I	11	9,1	1,9	30,9	1,5		88	3	9			
10.I	7	8,9	1,9	31,5			49	22	29			
12.I	6	8,2	2,2	31,7			48	9	33	10		
15.I	3	4,5	1,5	31,9			46		34	20		
20.I	0,5	5	4,5	32,1			71			29		
24.I	5	7	2	30,9	7		89			11		
30.I	10,5	7,5	3	29,1			100					
4.II	12	8,5	3,5	30,8			98	2				
5.II	11,5	8,6	2,9	30,8			97	13				
6.II	11,1	8,9	2,2	29,7	2,5		67	15	18			
7.II	11	8,9	2,1	29,9			41	38	21			
10.II	10,5	9	1,5	31,3			9	10	81			
15.II	8,5	9	0,5	30,9	4,5				100			
18.II	7	9,1	2,1	30,1	3				100			
20.II	6,2	8,1	1,9	29,1	4,5				100			
22.II	11	8,1	2,9	29	14					100		
26.II	10	10	0	31,3						100		
1.III	11,9	9,5	2,4	31,5			100					
2.III	12,1	9	3,1	31,5			100					
3.III	12	9,5	2,5	31,4			69	31				
5.III	13	10	3	31,4			42	33	25			
6.III	12	10,5	1,5	31,5	1		7	61	32			
8.III	12	10	2	31	3,5		1	8	91			
11.III	14	12,5	1,5	30,9					100			
14.III	11,1	11	0,1	31,1					100			
15.III	10	12	2	31,4						100		
17.III	12	12	0	30,9			45			55		
18.III	11,2	12	0,8	30,3			65			35		
19.III	11,9	11,9	0	30,4			89			11		
20.III	12	12,2	0,2	30,4			100					
21.III	12,4	12,4	0	30,4			91	9				
						Ponte dans une zone très limitée (affectant toutes les moules de cette zone).						
22.III	13	12,5	1,5	31,1			83	12	5			
23.III	11	12,9	1,9	31,1	1		90	3	7			
25.III	10	13	3	30,6	2		89	5	6			
26.III	12	13,5	1,5	30,5	2		88	6	6			
27.III	11	13,5	2,5	30,1	2,5		90	4,5	5,5			
28.III	13	13		30,1			90	5	5			
29.III	13	14	1	30,2			83	9	8			
30.III	13	14	1	30,4	3		83	2	15			
1.IV	11,5	14,2	2,7	30,1	3		43	22	35			
3.IV	13	13	0	29,9			45	21	32	2		
6.IV	14	13,4	0,6	30,2			51		10	39		
7.IV	9,2	14	4,8	30,8			91	4		5		
8.IV	9,2	13,6	4,4	30,8			35	55	10			
9.IV	9	12	3	31,2			30	59	11			
10.IV	9	11	2	31,5			4	67	29			
12.IV	9	10,2	1,2	31,6			5	22	73			
15.IV	9,2	9,8	0,6	32,3				7	93			
17.IV	11,5	10	1,5	32,2					78	22		
19.IV	13	13	0	32,4					16	84		
22.IV	13,1	15	2,9	32,9						100		
28.IV	12	14	2	31,9			92			8		
29.IV	9	13	4	31,6	8		83	17				
30.IV	12	13	1	32,4			36	62	2			
1.V	13	12	1	32,3	1,5		32	60	8			
4.V	12,5	12,5	0	32,5			23	47	30			
6.V	10	14,5	4,5	32,6			17	29	34	26	4	
10.V	14,7	14,8	0,1	32,2	1,5		31	7	48	10	4	
12.V	12,5	15,5	3	32,3	4		38	17	12	30	11	2
16.V	14	15,6	1,6	31,8			61			27	9	3
17.V	14	15,5	1,5	30,8	1		75			13	10	2
20.V	14,2	16,6	2,4	32,3			81				7	12
21.V	16,2	17,1	1,9	32,1			44	37			5	14
25.V	14	17	3	32,4	5,5		21	18	21		29	11
30.V	14	14,5	0,5	32,1			29		26	8	25	12
5.VI	12	17	5	32,3			36			27	7	56
10.VI	16,1	17,9	1,8	30,9	9		4	11			59	27
17.VI	19	20	1	31,4					3		26	71
25.VI												100

Les pourcentages exprimés pour les différents stades sont la moyenne des pourcentages des mâles et des femelles.

Les températures de l'eau et de l'air sont les moyennes journalières maxima-minima ; S °/oo est la salinité, P, la hauteur de pluie en mm (pluviomètre de la Station à Eyrac).

TABLEAU XIV — Station du Tes (bouée). 1956

(Moulière toujours immergée)

Dates		Stades			
		III A	III B	III C	III CA1
5.III		94		2	4
7.III		100			
11.III		100			
14.III		100			
16.III		100			
17.III		100			
20.III		100			
23.III		100			
25.III		99	1		
28.III		87	11	2	
30.III		65	25	9	1
2.IV	ÉMISSION	54	**28**	10	8
5.IV		56	19	14	11
7.IV		62	18	12	8
10.IV		72	9	9	10
12.IV		91	0	2	7
14.IV		56	**39**	0	5
15.IV	ÉMISSION	41	**59**		
17.IV		27	31	42	
20.IV		11	37	49	3
24.IV		17	19	42	23
27.IV		36	4	29	31
30.IV		39	37	22	1
2.V	ÉMISSION	22	**43**	26	9

Les conditions hydrologiques sont voisines de celles d'Eyrac.

TABLEAU XV — Action combinée de plusieurs stimuli sur *Mytilus edulis* L.

Dates (1957)	T°	Stade (femelles)	Stimulus chimique (sperme)	Stimulus thermique	Stimuli combinés
6.IV	13,4	III A	0	0	14
7.IV	14	III A	0	49	100
8.IV	13,6	III A	92	29,6	96
9.IV	12	III AB	86	11	94
10.IV	11	III B	3	28	52
12.IV	10,2	III BC	0	1	1
14.IV	10	III C	0	0	0
18.IV	14	III CA1	0	0	0
21.IV	14	III CA1	0	0	0
24.IV	14	III CA1	0	3	14
28.IV	14	III A	0	9,3	59
30.IV	13	III A	84	63	100
1.V	13,5	III A	100	76	100
2.V	14	III B	11	21	13
3.V	11	III B	0	7	11
5.V	11	III B\	0	0	0
9.V	14,2	III BC	0	0	0

TABLEAU XVI — Action des stimuli mécaniques et thermiques

Dates (1957)	Stades	Stimuli mécaniques			Stimuli thermiques									
					T° i..... T° f Δ T = 5° — 8°				T° i...T°...T° i Δ T = 5° — 8°			T° i...0°...T° i		
		S °/₀₀	M	F	T° i	T° f	M	F	T° i	M	F	T° i	M	F
18.II	III CA1	30,1	0	10	9°5	14°5	0	8	9°	0	11	9°	0	0
20.II	III CA1		0	0	9°	14°	0	2	9°	19	21	9°	0	2
21.II	III CA1	29,2	0	0	8°5	17°	0	0	8°5	11	14			
22.II	III CA1	29	5	11	8°5	17°	0	0	8°5	33	46			
24.II	III CA1	30,3	0	0	9°	17°	0	0	9°5	2	4			
26.II	III CA1	31,3	0	0	10°	17°	0	0	10°	0	0			
28.II	III A	31,3	9	11	10°	17°	11	17	10°	12	33	10°	7	15
1.III	III A	31,5	15	6	9°5	17°	4	10	9°5	11	21	9°5	3	11
2.III	III A	31,5	19	46	9°	17°	7	19	9°	12	33	9°	27	42
3.III	III B	31,4	0	2	9°5	17°	0	0	9°5	8	10	9°5	0	1
6.III	III BC	31,5	0	0	10°5	17°	0	0	10°5	0	0	10°5	0	0
10.III	III C	31	0	0	11°	17°	0	0	11°	0	0	11°	0	0
13.III	III CA1	31	2	10	12°	17°	25	3	12°	29	14	12°	0	2
14.III	III CA1	31,1	25	2	11°	17°	25	1	11°	33	10	11°	2	0
15.III	III CA1	31,4	33	10	12°	18°	33	0	12°	33	32	12°	7	4
16.III	III CA1	31,1	0	0	12°	18°	10	0	12°	10	5	12°	0	0
17.III	III CA1	30,9	0	0	12°	18°	0	0	12°	0	0	12°	0	0
18.III	III CA1	30,3	0	0	12°	18°	9	9	12°	11	10	12°	6	8
19.III	III CA1	40,4	2	8	12°	18°	0	7	12°	9	4	12°	3	6
20.III	III CA1	30,4	39	9	12°2	18°	6	8	12°2	30	19	12°2	11	17
22.III	III A	31,1	18	20	12°5	18°	19	12	12°5	21	17	12°5	31	40
23.III	III A	31,1	58	14	12°9	18°	49	7	12°9	51	27	12°5	20	55
25.III	III A	30,9	59	6	13°	18°	39	3	13°	49	51	13°	2	0
26.III	III A	30,5	11	6.2	13°5	18°	30	6.8	13°5	49	50.5	13°5	0	0
27.III	III A	30,1	29	2.1	13°5	18°	8	1	13°5	11	4	13°5	1,5	0
28.III	III A	30,1	1	0	13°	18°	0	0	13°	1	0	13°	0	0
29.III	III A	30,2	1	5	14°	18°	5	4	14°	6	5	14°	1	0
30.III	III A	30,4	6	1	14°	18°	0	0	14°	1	0	14°	9	14
31.III	III A	30,3	0	0	14°1	18°	2	0	14°1	5	8	14°1	1	2
1.IV	III AB	30,1	4	2	14°2		2	0	14°2	8	2	14°2	0	0
4.IV	III B	30,1	4	3	13°	18°	0	0	13°	2	1	14°	1	0
5.IV	III AB	30,2	0	0	13°4	18°	0	0	13°4	1	0	13°4	0	0
6.IV	III AB	30,2	1	0	13°4	19°	0	0	13°4	1	2	13°4	0	0
7.IV	III A	30,8	56	51,1	14°	19°	54	3	14°	55	49	14°	10,5	33
8.IV	III A	30,8	20	100	13°6	19°	30,1	15	13°6	31,1	29,6	13°6	12	100
9.IV	III AB	31,2	59	21	12°	18°	25	8	12°	61	11	12°	2	10
10.IV	III B	31,5	41	31	11°	17°	32	5	11°	26	28	11°	9	11
12.IV	III BC	31,6	3	0	10°2	17°	0	0	10°2	2	1	10°2	0	0
14.IV	III C	32,1	0	0	10°	17°	0	0	10°	0	0	10°	0	0
18.IV	III CA1	30,7	0	0	10°	17°	0	0	10°	0	0	10°	0	0
21.IV	III CA1	32,5	0	0	14°	18°	0	0	14°	1	2	10°	0	0
24.IV	III CA1	32,1	0	0	14°	18°	3	0	14°	7	3			
28.IV	III A	31,9	8	6	14°	18°	6.7	3,2	14°	11	9,3	14°	5,4	2,1
30.IV	III A	32,4	61	43,2	13°	18°	46	11,1	14°	59	63	14°	37	58

La température à laquelle s'effectuent les stimuli mécaniques est la même pour chaque date d'expérience que T° i. Pour les stimuli thermiques T° i est la température de l'eau de mer au laboratoire, T° f la température du bac chauffé où sont mis les animaux.

JANVIER

		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
T	M III A1	0	0	0	0	0	2	2			11			14		75	75
T	F III A1	0	0	0	0	0	3	3			22			41		100	100
O	M III A1	31	35	41	41	65	65	65			71			82		92	92
O	F III A1	46	54	60	60	71	72	72			85			91		100	100

5 ↑

T	M III BC	0	0	1	2	7		11		17	56
T	F III BC	0	0	0	1	4	5	19	19	43	51
O	M III BC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O	F III BC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

11 ↑

T	M III A1	9	20
T	F III A1	11	22
O	M III A1	25	26
O	F III A1	21	41

19 ↑

TABLEAU XVII — Ganglions cérébroïdes

Remarques (pour les trois tableaux).
Le matériel utilisé provient de la station d'Eyrac.
Les chiffres représentent, pour chaque date, les pourcentages d'animaux ayant émis leurs gamètes.
III A, III A1, III B, III Bv, III BC, III C, IIICA1 : stades sexuels. T : témoins, O : opérés ; T° : température moyenne de l'eau.

T°	9.1	8.5	8.6	9.1	9.5	9.7	9.2	8.8	9.2	9.3	9.4	9.4	10.1	9.9	10	8.8	8.4

MARS

		24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9
T	M III A1	0	0	0	0	0	0	0	20	20	75	100	100				
T	F III A1	0	0	0	0	23	23	23	73	83	92	100	100				
O	M III A1	0	24	24	74	74	74	74	94	100	100	100	100				
O	F III A1	0	91	91	96	96	96	96	100	100	100	100	100				

24 ↑

T	M III A	0	2	2	2	2	2	12	12	37
T	F III A	0	21	21	21	21	21	21	22	30
O	M III A	0	12	12	14	14	14	14	41	61
O	F III A	0	75	75	80	86	92	92	96	96

T	M III A2	20	20	20						
T	F III A2	30	30	30						
O	M III A2	100	100							
O	F III A2	100	100							

TABLEAU XVIII — Ganglions cérébroïdes

T	M III B	2	2							
T	F III B	7	7							
O	M III B	0	0	0	0	0	0
O	F III B	0	0	0	0	0	0

3 ↑

T	M III CA1	0	0
T	F III CA1	0	0
O	M III CA1	0	41
O	F III CA1	0	71

T°	10.5	10.4	10.6	10.5	10.6	10.9	10.8	11	11.2	11.4	11.5	11.7	12.1	12.4	12.5

JANVIER

		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
T	M III A	0	0	0	2	3			21		33	48	61	69	81
T	F III A	0	0	0	4	6	14		27		39	61	65	92	100
O	M III A	0	0	0	0	0	0	0	2	22	22	27	33	37	39
O	F III A	0	0	0	0	0	9	18	25	41	41	41	51	51	57

7 ↑

T	M III B	0	1	3	3	9	9	9	9	9	9	9
T	F III B	0	2	3	11	11	11	11	27	27	27	27
O	M III B	0	3	3	3	3	3	3	9	9	9	9
O	F III B	0	17	17	17	21	21	21	21	21	21	21

11 ↑

T	M III A	0	7	12	13
T	F III A	0	19	19	28
O	M III A	0	0	0	0
O	F III A	0	7	7	7

18 ↑

TABLEAU XIX — Ganglions viscéraux

T°	9.1	9.5	9.7	9.2	8.8	9.2	9.3	9.4	9.4	10.1	9.9	10	8.8	8.4

d'ablation des ganglions chez *Mytilus edulis* L. (1956).

					FÉVRIER				MARS				AVRIL	
22	23	24	25	28	5	15	20	25	3	4	5	20	4	5
100		Tous III Bv			Tous III C			CA1		Tous III A			35 % III A 65 % III B	
100		Tous III Bv			Tous III C			CA1		Tous III A			41 % III A 59 % III B	
98		Tous III Bv				Tous III Bv				Tous III C			Tous III CA1	
100		Tous III Bv				Tous III Bv				Tous III C			20 % III A 80 % III C	
71	92	95	Tous III Bv			Tous III CCA1					Tous III A		29 % III A 71 % III B	
67	72	94	Tous III Bv			Tous III CCA1					Tous III A		36 % III A 64 % III B	
0	0	4	4	4			29				Tous III B		Tous III C	
	2	21	21	21			51				Tous III B		Tous III C	
20	24	38	45	94		Tous III BC					Tous III A			
22	30	42	65	92		Tous III C					Tous III A			
36	36	46	59	95		Tous III Bv					Tous III C		Tous III C	
49	61	61	72	95		Tous III Bv					Tous III C		Tous III C	
T M III A2		21	49	72		Tous III BC					Tous III CA1		Tous III	
T F III A2		53	53	81		Tous III BC					Tous III CA1		Tous III	
O M III A2		26	42	92		Tous III Bv					Tous III BC		Tous III	
O F III A2		62	63	97		Tous III Bv					Tous III BC		Tous III	
23 ↑														
	T M III A2			96		Tous III BC					Tous III CA1		Tous III A	
	T F III A2			100		Tous III BC					Tous III CA1		Tous III A	
	O M III A2			100		Tous III Bv					Tous III BC		Tous III C	
	O F III A2			100		Tous III Bv					Tous III BC		Tous III C	
8.8	8.8	9.2	9.6	11.1	2	4	4	3	7	7.2	7.2	11	11.4	11.5

	AVRIL															
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	25	28	30	
	Tous III BC Tous III BC Tous III B Tous III B												Tous III CA1 Tous III CA1 Tous III BC Tous III BC			
		71 69 65 97													Tous III CA1 Tous III CA1 Tous III BC Tous III BC	
60 73	77 100 Tous III B Tous III B							Tous III BC Tous III BC							Tous III CA1 Tous III CA1 Tous III BC Tous III BC	
	Tous III C Tous III C						3 21	17 43	19 52				19 64		24 % III C 76 % III A 36 % III A 64 % III BC	
0 0	0 0	0 0					0 0	0 0	0 0				0 0		Tous III BC Tous III BC	
0 0 56 71	0 0 56 71	0 0 62 92	6 21 84 100	32 43	65 92	65 100									Tous III CA1 Tous III CA1 10 % III A 90 % III B Tous III B	
13.1	13.4	13.7	13.4	13.1	12.5	12.7	12.9	11.5	12.1	10.5	12.4	12	12.2	12.4	13	

											FÉVRIER						
22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	
89 100								Tous III C Tous III C									
41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57	41 57				
9 27	Tous III CA1 Tous III CA1				27 46	42 72	92 100		Tous III Bv Tous III Bv								
9 21	9 21	9 21	9 21	9 21	9 21	9 21	9 21	9 21	9 21								
19 28	26 28	41 28	52 59	74 76	81 92	94 100		Tous III B Tous III C					Tous III C Tous III C				
0 7	0 7	0 7	0 7	0 7	0 7	0 7	0 19	2 32	2 32	2 32	2 32	2 32	2 32	2 32	2 32	71 32	
T M III A2	0	22	29	72	100			Tous III B					Tous III C				
T F III A2	0	45	100	100	100			Tous III B					Tous III C				
O M III A2	0	12	31	31	31	31	31	31	31	31	31	31	31	31	37	37	
O F III A2	0	14	28	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	72	72	
8.8	8.8	9.2	9.6	11.1	9.9	9.8	8.6	8.4	8.4	7.2	6.4	6.2	5	5.1	4.9		

TABLEAU XX — Etude de la sex-ratio de *Chlamys varia* L.

Station de l'Estey de la Hume (bassin, mai 1951)

Age	Taille (mm)	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Total	Nombre de mâles pour 100 individus
	19	18	2	20	90
	20	35	3	38	92
7 à 8 mois	21	24	0	24	100
	22	31	3	34	90
	23	36	4	40	90
	24	37	3	40	92
Groupe I	25	39	11	**50**	78
(pontes 1950)	26	25	5	30	84
	27	39	9	48	79
	28	36	12	48	75
	29	30	8	38	79
	30	18	1	19	92
	31	18	2	20	90
	32	18	2	20	90
	33	24	4	28	85
	34	26	10	36	72
	35	26	20	46	56
	36	24	22	46	51
	37	26	14	40	65
	38	39	29	68	56
	39	60	58	118	51
Groupe II	40	104	107	**211**	49
(pontes 1949)	41	52	58	110	47
	42	59	83	142	42
	43	72	92	164	43
	44	48	74	122	39
Groupe III	45	70	104	**174**	40
(pontes 1948)	46	26	46	72	36
	47	38	48	86	43
	48	23	57	80	29
	49	21	37	58	36
	50	21	57	78	23
	51				31

Bancs situés entre l'Ile d'Oléron et l'Ile d'Aix (mai-juin)

Age	Taille (mm)	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Total	Nombre de mâles pour 100 individus
	15	19	1	20	95
	16	9	0	9	
	17	26	4	30	86
	18	27	0	27	100
	19	36	4	40	90
Groupe I	20	36	6	**42**	85
(pontes 1951)	21	26	2	28	92
	22	26	1	27	96
	23	11	4	15	
	24	8	6	14	
	25	7	4	11	
	26	1	1	2	
	27	4	2	6	
	28	16	12	28	57
	29	11	6	17	
	30	33	18	51	64
	31	32	35	67	47
	32	39	45	84	46
	33	31	31	62	50
	34	45	36	81	55
Groupe II	35	54	57	**111**	48
(pontes 1950)	36	33	60	93	35
	37	17	25	42	40
	38	45	69	115	39
	39	11	54	87	42
Groupe III	40	66	69	**135**	48
(pontes 1949)	41	16	32	48	33
	42	21	36	57	37
	43	14	32	46	30
	44	6	12	18	
Groupe IV	45	9	21	**30**	30
(pontes 1948)	46	0	4	4	
	47	1	4	5	
	48	2	1		
	49		1		
	50		2		

Bancs situés entre La Rochelle et l'Ile d'Aix (juin 1954)

Age	Taille (mm)	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Total	Nombre de mâles pour 100 individus
	14	6	0	0	
	15	12	2	14	
	16	20	1	21	95
	17	34	2	36	94
	18	50	4	54	92
	19	63	2	65	96
Groupe I	20	76	6	**82**	92
(pontes 1953)	21	66	8	74	89
	22	66	6	72	91
	23	36	9	45	80
	24	24	6	30	80
	25	22	4	26	84
	26	7	4	11	
	27	6	2	8	
	28	8	4	12	
	29	9	3	12	
	30	31	10	44	77
	31	38	22	60	63
	32	42	14	56	75
	33	45	19	64	70

Age	Taille (mm)	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Total	Nombre de mâles pour 100 individus
	34	46	31	77	58
Groupe II	35	79	64	**143**	55
(pontes 1952)	36	63	62	125	51
	37	77	101	178	43
	38	51	77	128	40
	39	48	65	113	42
Groupe III	40	63	87	**150**	42
(pontes 1951)	41	26	38	64	40
	42	30	58	88	34
	43	25	57	82	30
Groupe III	44	36	54	**90**	40
(pontes 1950)	45	18	22	40	45
	46	7	5	12	
	47	3	5	8	
	48	3	4	7	
	49	1		1	
	50		2	2	

TABLEAU XXI — Résultats des élevages de *Chlamys varia* L.

Individus élevés en bacs au laboratoire (recueillis en 1952 et 1953)

	Groupe I	Examen
	1952	1953
Mâles	50 M (17-27 mm)	6 † 31 M 13 F
Taux d'accroissement en femelles (1 an)		29.5 %
	1953	1954
Mâles	50 M (19-28 mm)	11 † 26 M 13 F
Taux d'accroissement en femelles (1 an)		33.3 %

Le signe † désigne les animaux morts au cours de l'hiver.

Individus reparqués dans des cages métalliques (déposés en 1952, examinés en 1953)

	Groupe I	Examen	Groupe II	Examen	Groupe III	Examen
	1952	1953	1952	1953	1952	1953
Mâles	44 M	8 † 25 M 11 F	32 M	12 † 18 M 2 F	30 M	7 † 21 M 2 F
Taux d'accroissement en femelles (1 an)		30.5 %		10 %		8.6 %
Femelles	32 F	8 † 24 F	30 F	11 † 19 F	31 F	13 † 18 F

Le signe † désigne les animaux morts au cours de l'hiver.

TABLEAU XXII — Animaux provenant du chenal du Teychan et reparqués dans le biotope à la même station, en juillet 1952. (Recapturés à la drague et au scaphandre autonome de Cousteau).

	Groupe I	Groupe II			Groupe I	Groupe II	
		Recapturés 1953				Recapturés 1953	
	Taille (mm)	Taille (mm)	Sexe		Taille(mm)	Taille (mm)	Sexe
Mâles en 1952	24	39	M	Mâles en 1952	39	44	F
	26	41	F		38	43	M
	23	38	F		38	46	M
	25	40	M		39	42	M
	25	41	M		40	44	M
	28	40	F		40	45	M
	29	41	M		40	44	M
	25	39	M		41	46	M
	26	40	M		42	45	M
	25	40	F		40	45	F
	25	39	M		40	44	M
	23	39	M		40	46	F
	25	39	F		40	43	M
	27	42	F		41	46	M
	20	36	M		41	43	M
	21	35	F		41	46	M
	23	39	M		43	48	M
	27	40	M				
	Taux d'accroissement en femelles : 38 %				Taux d'accroissement en femelles : 18 %		
Femelles en 1952	26	37	F	Femelles en 1952	38	46	F
	24	38	F		39	45	F
	29	41	F		39	46	F
	25	40	F		38	45	F
	28	41	F		36	43	F
	26	40	F		40	45	F
					40	46	F
					40	44	F
					41	45	F
					41	47	F
					41	45	F

TABLEAU XXIII — *Chlamys varia* L. Arcachon 1951

Dates	Stades	Stimuli mécaniques		Stimuli thermiques Δ t = 8°	
		M %	F %	M %	F %
Avril					
1	II-III	0	1	0	0
5	II-III	1	2	0	0
10	II-III	1	0	1	0
15	II-III	0	0	2	1
20		1	2	2	0
23		2	1	2	2
25	III	5	1	6	4
28	III	19	4	17	1
Mai					
2	III A	51	27	48	19
4	III A	63	34	56	29
5	III A	79	71	89	68
8	III A	94	72	82	84
10	III A	100	92	100	100
12	III A	96	89	98	87
16	III A	98	82	96	92
18	III A	100	92	98	89
20	III A	100	85	100	98
21	III B	0	0	0	0
25	III B	0	0	0	0
28	III B	0	0	0	0
30	III B				
Juin					
2	III C	0	0	0	0
4	III C	0	0	0	0
6	III C	0	0	0	0
10	III C	0	0	0	0
14	III C	0	0	0	0
17	III C	0	0	0	0
21	III CA1	2	3	0	1
25	III CA1	8	12	17	0
30	III CA1	7		21	9
Juillet					
2	III CA1	8	4	19	5
4	III A	21	11		
5	III B	79	58		
8	III A	47	21		
9	III D	0	2		
11	III D	0			

BIBLIOGRAPHIE

AMIRTHALIGAM (C.), 1928. — On lunar periodicity in reproduction of *Pecten operularis* LINNÉ near Plymouth in 1927-1928. — *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, **15** (2) : 605-642.

BARGETON-COUTEAUX (M.), 1941. — Note sur les remaniements du tissu conjonctif vésiculeux de l'huître au cours de la formation des produits génitaux. — *Bull. Mus. Paris*, 2e sér., **13** (6) : 583-586.

— 1942. — Les variations saisonnières du tissu conjonctif vésiculeux chez l'huître. — *Bull. Biol. France-Belgique*, **76** (2) : 175-191.

BERNER (L.), 1935. — La reproduction des moules comestibles (*Mytilus edulis* L. *et M. galloprovincialis* LMK.) et leur répartition géographique. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **680** : 1-7.

BOLOGNARI (A.), 1957a. — Richerche su gli ovocite in accrescimente di *Mytilus galloprovincialis*. — *Arch. Zool. Ital.*, **42** : 229-248.

— 1957b. — Sulla reazione Feulgen-positiva del nucléo. — *Bol. Soc. Ital. Biol. Sper. Napoli*, **33** (1, 2) : 46-48.

BOUXIN (H.), 1954. — Observations sur le frai de *Mytilus edulis var. galloprovincialis* LMK. Dates précises du frai. Facteurs provoquant l'émission des produits génitaux. — *Cons. int. Explor. Mer, Copenhague*, Shellfish Comm., n° 36.

— 1956. — Discussion de la communication de P. LUBET. — *Ann. Biol. Paris*, **33** (1, 2) : 27-29.

BROEKHUYSEN (G. J.), 1936. — On the development, growth and distribution of *Carcinus moenas*. — *Arch. Néer. Zool.*, **2** : 257-399.

CHIPPERFIELD (P. N. J.), 1953. — Observations on the breeding and on the settlement of *Mytilus edulis* in the British waters. — *J. Mar. biol. Ass. U.K.* **32** : 449-476.

COE (W. E.), 1932. — Development of the gonads and the sequence of the california oyster (*Ostrea lurida*). — *Bull. Scripps. Inst. Ocean.*, **3** (6) : 119-144.

— 1938. — Primary sexuel phases in the oviparous oyster (*O. virginica*). — *Biol. Bull.*, **74** (1) : 64-75

— 1941. — Sexual phases in wood boring mollusks. — *Biol. Bull.*, **81** (2) : 168-176.

— 1943a. — Development of primary gonads and differenciation of sexuality in *Teredo navalis* and others pelecypods mollusks. — *Biol. Bull.*, **84** (2) : 178-186.

— 1943b. — Sexual differenciation in mollusks. I : Pelecypods. — *Quart. Rev. Biol.*, **18** (2) : 154-164.

— 1949. — Development of reproductive system and variations in sexuality in *Pecten* and other Pelecypods mollusks. — *Contr. Scripps. Ocean. Inst.*, n° 225.

COE (W. E.) et TURNER (H. J.), 1938. — Development of gonads and gametes in the « soft clam » (*Mya arenaria*). — *J. Morph.*, **62** : 91-111.

COE (W. E.) et FOX (D. L.), 1942. — Biology of the california sea mussel (*M. californianus*). — *J. Exp. Zool.*, **90** : 1-30.

DAKIN (W. J.), 1908. — The edible scallop. — *Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **24** : 333-468.

DALMON (J.), 1935. — Notes sur la biologie du Pétoncle *Chlamys varia* LINNÉ. — *Rev. Trav. Off sci. techn. Pêches marit., Paris*, **8** (3) : 268.

DAN (J. C.), 1952. — Studies on the acrosome : I, reaction to egg-water and other stimuli. — *Biol. Bull.*, **103** (1) : 44-53.

DAN (J.) et SEIJI (K. W.), 1955. — Studies on the acrosome (IV). — *Biol. Bull.*, **109** (1) : 40-55.

DANIEL (R. J.), 1923. — Seasonal changes in the chemical composition of the Mussel (*Mytilus edulis*). — *Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **37** : 85-106.

— 1925. — The effects of starvation on the commun mussel (*Mytilus edulis*). — *Ibid*, **39** : 128-168.

DODGE (H.), 1952. — A historical review of the Mollusks of linneaus (Part. I). — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New-York*, **100** (1).

DREW (G. A.), 1907. — The circulatory and nervous system of the giant scallop (*Pecten tenuicostatus*). — *Biol. Bull.*, **12** (4) : 225-258.

DURCHON (M.), 1952. — Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'Epitoquie et la Stolonisation. — *Ann. Sci nat. Zool., Paris*, **14** (11) : 119-206.

ESPIL (L.), 1933. — Chimie de l'eau de mer et des algues marines. — *Bull. Stat. biol. Arcachon*, **31** : 81-100.

FISCHER (E.), 1929. — Sur la distribution et les conditions de vie de *Mytilus edulis* L. sur les côtes de la Manche. — *J. conchyol., Paris*, **73** : 109.

FISCHER-PIETTE (E.), 1955. — Répartition le long des côtes d'Espagne des principales espèces peuplant les rochers intercotidaux. — *Ann. Iinst. océanogr. Monaco*, **31** (2) : 1-124.

Fox (D. L.), 1936. — The habit and food of the California sea mussel (*M. californianus*). — *Bull. Scripps Ocean. Inst.*, **4** : 1-64.

Fraga (F.), 1956. — Variacion estacional de la composition quimica del mejillon (*Mytilus edulis* L.). — *Invest. Pesqueras, Barcelone*, **4** : 109.

Franzen (A.), 1956. — Comparative morphological investigations into the spermiogenesis among Mollusca. — *Zool. Bidrag. Uppsala*, **30** : 399.

Froutin (G. H.), 1937. — Contribution à l'étude du tissu conjonctif des Mollusques et plus particulièrement des Gastéropodes et des Lamellibranches. — *Arch. Morph. gén. exp., Paris*, **30** : 1-147.

Fullarton (J. H.), 1890. — On the development of the common scallop (*Pecten opercularis* L.). — *Ann. Rep. Fish. Board Scotland*, **3** : 290-291.

Galtsoff (P. S.), 1938[a]. — Physiology of reproduction of *Ostrea virginica* (I). — *Biol. Bull.*, **74** (3) : 461-486.

— 1938[b]. — Physiology of reproduction of *Ostrea virginica* (II). — *Ibid.*, **75** (2) : 286-307.

— 1940. — Physiology of reproduction of *Ostrea virginica* (III). — *Ibid.*, **78** (1) : 117-135.

Gabe (M.), 1954. — La neurosécrétion chez les Invertébrés. — *Ann. biol., Paris*, **30** : 1-62.

— 1955. — Particularités histologiques des cellules neuro-sécrétrices chez quelques Lamellibranches. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **240** : 1810-1812.

Genovese (S.), 1959. — Sull'accrescimento di *Mytilus galloprovincialis* Lamarck. — *Atti. Soc. Peloritana Sci. fis. Mat. nat., Messine*, **5** (1) : 1-46.

Gerristen (D. J.) et Van Pelt (J. G.), 1943. — Teneur en hydrates de carbone et facteur albumine de la chair de Moule (I). — *Rev. Trav. Chim.*, **62** : 835-839.

— 1945. — Teneur en hydrates de carbone et en facteur albumine de la chair de Moule (II). — *Ibid.*, **64** : 309-312.

Gutsell (J. S.), 1931. — Natural history of the bay Scallop. — *Bull. Bur. Fish. Washington*, Paper n° 100.

Hepper (B. T.), 1957. — Notes on *Mytilus galloprovincialis* Lmk. in Great Britain. — *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, **36** (1) : 37-46.

Herdmann (W. A.), 1893. — Report upon the methods of Oyster and Mussel culture on the west coast of France. — *Rep. Lancaster sea. Fish. Lab.*, 1893.

Iwata (K. S.), 1949. — A method of determination of the sex of sea urchins and obtaining eggs by eleectric stimulation. — *Annot. Zool. Jap.*, **23** (2) : 39-42.

— 1952[a]. — Mechanism of egg maturation in *Mytilus edulis*. — *Biol. Bull. Okayama Univ.*, **1** (1, 2) : 1-11.

— 1952[b]. — Spawning of *Mytilus edulis*. — *Bull Tohoku. Reg. Fish. Res. Lab.*, **3-4** : Contr. n° 28, 29, 50.

Kinoshita (S.), 1956. — A zinc containing lipoprotein obtained from starfish spermatozoa. — *J. Fac. Sci. Tokyo, Zool.*, **4** (5, 7) : 497-504.

Kobayashi (H.), 1953. — Cytochemical study on the nucleolus in the common japanese oyster (I. Feulgen nucleal reaction). — *J. Sci. Hiroshima Univ.*, B (I), **14** : 229-242.

— 1954. — Cytochemical study on the nucleolus in the common japanese oyster (II). — *J. Sci. Hiroshima Univ.*, B (I), **15** : 167-182.

Lambert (L.), 1935. — La culture de la Moule en Hollande. — *Rev. Trav. Off. sci. techn. Pêches marit., Paris*, **8** (4) : 431-480.

Lamy (E.), 1936. — Révision des *Mytilidés* vivants du Museum d'histoire naturelle. — *J. Conchyol. Paris*, **80** : 115.

Le Dantec (J.) et Lubet (P.), 1957. — Recherches sur le cycle sexuel de *Gryphaea angulata* Lmk dans le bassin d'Arcachon. Note préliminaire. — *Cons. int. Expl. Mer, Copenhague*, Shellfish Comm., n° 96.

Letaconnoux (R.) et Audouin (J.), 1956. — Contribution à l'étude du Pétoncle (*Chlamys varia* Linné). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit., Paris*, **20** (2) : 133-155.

List (T.), 1902. — Die Mytiliden des Golfes von Neapel und der Angrenzen den Meeres-Abschnitte. — *Flora und Fauna des Golfes von Neapel*, 1902.

Lubet (P.), 1951. — Sur l'émission des gamètes chez *Chlamys varia* L. (Moll. Lamell.). — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **233** : 1680-1681.

— 1953[a]. — Sur les modalités de la ponte et de l'éjaculation chez *Chlamys varia* Linné (Moll. Lamell.). — *Ibid.*, **236** : 236-237.

— 1953[b]. — Quelques remarques sur le sexe des Pectinacés (Moll. Lamell.). — *Ibid.*, **236** : 129-130.

— 1953[c]. — Les variations saisonnières du zooplancton du bassin d'Arcachon. — *Bull. Soc. zool. France.*, **78** : 204-216.

— 1955. — Notes sur le Phytoplancton du bassin d'Arcachon. — *Vie et Milieu*, **4** (1) : 53-59.

— 1956. — Effets de l'ablation des centres nerveux sur l'émission des gamètes chez *M. edulis* et *Chlamys varia*. — *Ann. Sci. nat. Zool. Paris.*, ser. II : 175-183.

— 1957. — Cycle sexuel de *Mytilus edulis* et de *M. galloprovincialis* dans le bassin d'Arcachon. — *Ann. biol., Paris*, **33** (1-2) : 19-26.

Loosanoff (V. L.), 1937. — Primary gonad and sexual phases in *Venus mercenaria* L. — *Biol. Bull.*, **72** (3) : 387-415.

— 1949. — A method for supplying a laboratory with warm sea-water in winter. — *Science*, Washington, **110** : 192-193.

Loosanoff (V. L.), 1952. — Repeated semi annual spawning of nor-Oyster. — *Science*, Washington, **115** : 675-676.

— 1954. — Advances in the study of bivalve larvae. — *Amer. Scientist.*, **42** (4) : 607-624.

Loosanoff (V. L.) et Davis (H. C.), 1952. — Temperature requirements of gonads in northren Oysters. — *Biol. Bull.*, **103** : 80-96.

Mizuno (T.), 1956. — Relation between zinc and motility in the spermatozoa of some marine forms. — *J. Fac. Sci. Tokyo, Zool. IV*, **7** (4) : 477-489.

Nelson (L.), 1955. — Adenosine triphosphatase of *Mytilus spermatozoa*. — *Biol. Bull.*, **109** (2) : 295-301.

Nelson (T. C.) et Allison (J. B.), 1940. — On the nature and the action of Diantlin, a new hormone like substance carried by the spermatozoa of the Oyster. — *J. Exp. Zool.*, **85** (2) : 299-338.

Orton (J. H.), 1927[a]. — A note on the physiology of sex and sex determination. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **14** (4) : 104-107.

— 1927[b]. — Observations and experiments on the sex change in the european Oysters. I : The change male to female. — *Ibid.*, **14** (2).

Peres (J. M.) et Picard (J.), 1955. — Biotopes et biocoenoses de la Méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique nord-oriental. — *Arch. Zool. exp. gén. Paris.*, **92** (1).

Quayle (D. B.), 1943. — Sex gonad development and seasonal gonad changes in *Paphia staminea*. — *J. Fish. Res. Board, Canada*, **6** (2).

Rawitz (B.), 1880. — Zentral nervensystem der Acephalen. — *J. Zeitsch. Med. Naturwis.*, **20** : 384.

Ricci (E.), 1957. — Contribution à la biométrie, à la biologie et à la physico-chimie de la moule commune *Mytilus galloprovincialis* Lmk. — *Ann. Stat .Ocean. Salammbo*, **11** : 1-163.

Salines (S.), 1957. — Contribution à l'étude des Lamellibranches de l'Etang des eaux blanches. — *Diplôme Et. sup. Zool.*, Montpellier.

Saskena (S. R.), 1950. — Studies on sex in *Ostrea edulis* L. — *Publ. Stat. Zool. Napoli*, **12** : 327-339.

Savage (R. E.), 1956. — The great spatfull of mussels (*Mytilus edulis* L.) in the river of Conway estuary in Spring 1940. — *Fish. Invest.*, ser. II, **20** (7) : 1-22.

Savilov (A. I.), 1953. — La croissance des invertébrés *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* et *Balanus balanoïdes* en Mer Blanche (en russe). — *C. R. Trav. Inst. Ocean. Acad. Sci. U.R.S.S.*, **7** : 198-259.

Schlieper (C.), 1955. — Uber die physiologischen Wirkungen des Brackwassers (nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*). — *Kieler Meeres forschungen*, **11** : 138-148.

Tang (S. H.), 1941. — The breeding of the scallop (*Pecten maximus* L.). — *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **54** : 9-28.

Sparck (R.), 1924. — Studies on the biology of the oyster (*Ostrea edulis* L.) in the Limfjord with special references to the influence of the temperature on the sex-change. — *Rep. Dan. Biol. Stat.*, **30** : 1-84.

Tranter (D. J.), 1958. — Reproduction in australian Pearl oysters (*Lamellibranchia*) (*Pinctada albina* Lmk.) (I et II). — *Austr. J. Mar. Freshwater Res., Melbourne*, 9 (1), 135-158.

Uexkull (J.), 1912. — Adductor mechanism of *Pecten*. — *Zetsch. Biol.*, **58** : 305-332.

Urbani-Mistruzzi (L.) et Scollo-Lavizzari (G.), 1954. — Observazioni citologische e citochemiche sulla ovogenesi di *Mytilus edulis* L. — *Rend. Ac. Naz. Lincei.*, sér. 8, **16** : 786.

Verwey (J.), 1952. — On the ecology of distribution of cockle and mussels in the Dutch Waddensea. — *Arch. Néer. Zool. Leyde*, **10** : 170-239.

Young (R. T.), 1942. — Spawning season of the Californian sea mussel (*M. californianus* Conrad). — *Ecology, Brooklyn*, **23** : 490-492.

— 1946. — Stimulation of spawning in the mussel *Mytilus californianus*. — *Ibid.*, **26** : 58-69.

Weisensee (H.), 1916. — Die Geschlechtsverhältnisse und der Geschlechtsapparat bei *Anodonta*. — *Zeitsch. Wiss. Zool.*, **115**.

Wilczynski (J. Z.), 1955. — On sex behaviour and sex determination in *Crepidula fornicata*. — *Biol. Bull.*, **109** (3) : 353-355.

TABLE DES FIGURES

Figures		Pages
1.	— Répartition des moulières étudiées dans le bassin d'Arcachon	399
2.	— Morphologie de *Mytilus galloprovincialis* Lmk (A) et de *Mytilus edulis* L. (B). Station d'Eyrac	402
3.	— Croissance relative en hauteur et en épaisseur par rapport à la longueur chez *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis*	408
4.	— Schéma des voies génitales	412
5.	— a) Situation de l'ébauche de la gonade primaire (*Mytilus edulis* de deux mois) b) Ebauche de la gonade primaire (schéma)	414
6.	— Tissu conjonctif pendant la période de repos sexuel	418
7.	— Multiplication des gonies (stade I) chez *Mytilus edulis* L.	419
8.	— Oogenèse chez *Mytilus edulis* L.	421
9.	— Emission d'un nucléole accessoire chez *Mytilus edulis* L.	424
10.	— Modalités de la spermatogenèse chez *Mytilus edulis* L.	426
11.	— Tissu conjonctif à la fin du stade II (*Mytilus edulis* L. mâle)	427
12.	— Stade III A1. Microphotographies de coupes de gonades femelle (a) et mâle (b) de *Mytilus edulis* L.	428
13.	— Stade III A2. Microphotographies de coupes de gonades femelle (a) et mâle (b) de *Mytilus edulis* L.	428
14.	— Coupe dans la gonade femelle de *Mytilus edulis* L. : stade III B	431
15.	— Microphotographie d'une coupe de gonade femelle de *Mytilus edulis* L. pendant la phase de restauration de la gonade : stade III C	432
16.	— Stade III D. a) fin du stade III D. b) « tassement » des follicules après les dernières émissions chez le mâle. c) stade plus avancé	433
17.	— Cas d'hermaphrodisme simultané chez *Mytilus edulis* L.	435
18.	— Premier cycle sexuel chez *Mytilus edulis* L.	438
19.	— Séquences comparées du cycle sexuel de *Mytilus edulis* L. et de *Mytilus galloprovincialis* Lmk	439
20.	— Variations saisonnières de quelques constituants (eau, protides, lipides, glycogène) au cours du cycle annuel chez *Mytilus edulis* L. (Eyrac)	443
21.	— Variations quantitatives des protides, glucides et lipides chez *Mytilus edulis* L. pendant la période de reproduction : stade III (Eyrac 1957)	445
22.	— Neurosécrétion dans les ganglions cérébroïdes de *Mytilus edulis* L. a) coupe longitudinale dans le ganglion cérébroïde de gauche. b) cellule neurosécrétrice piriforme peu de temps avant l'émission du produit de sécrétion	447
23.	— Neurosécrétion dans les ganglions cérébroïdes de*Mytilus edulis* L. a) stade 0 b) stade II c) stade III A. d) stade III B	449
24.	— Ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes. Vue ventrale d'un opéré	452
25.	— Etapes de la régénération de la coquille après ablation des ganglions cérébroïdes	453
26.	— Résultats des expériences d'ablation des ganglions cérébroïdes et viscéraux	455
27.	— Variations quantitatives du phytoplancton du bassin d'Arcachon (Eyrac) pendant les années 1951, 1952, 1953	462
28.	— Fréquence des différents stades pendant la durée de la période de reproduction chez *Mytilus edulis* L. (station d'Eyrac ; cote + 1, 10 ; décembre 1955-juin 1956)	469
29.	— Fréquence des différents stades pendant la durée de la période de reproduction chez *Mytilus edulis* L. (station d'Eyrac ; cote + 1, 10 ; décembre 1956-juin 1957)	470
30.	— Résultats des expériences de stimulation	477

FIGURES Pages

31. — Résultats de l'action de stimuli appliqués isolément ou simultanément (expériences du 5 avril au 5 mai 1957 sur *Mytilus edulis* L. femelle) 483
32. — Résultats des expériences d'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes sur *Mytilus edulis* L., effectuées en janvier 1956 487
33. — Résultats des expériences d'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes sur *Mytilus edulis* L., effectuées en mars et avril 1956 488
34. — Résultats des expériences d'ablation bilatérale des ganglions viscéraux sur *Mytilus edulis L.*, effectuées en janvier 1956 492
35. — Pourcentage d'individus mâles obtenu pour chaque classe millimétrique (longueurs) chez *Chlamys varia* L. 502
36. — Microphotographie d'une coupe de la masse viscérale de *Chlamys varia* L. pendant le stade de repos sexuel 511
37. — Microphotographie d'une coupe de la masse viscérale de *Chlamys varia* L. pendant la phase de multiplication des gonies 511
38. — Coupe dans la gonade de *Chlamys varia* L. femelle : stade III A1 ; animaux réfractaires aux stimuli. 513
39. — Phase de restauration des gonades après la ponte chez *Chlamys varia* L. 515